АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 59

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК 58.035 : 537.533.35 : 581.174.1+581.84 : 582.268

Э. А. Титлянов, В. Ф. Машанский, Н. Т. Глебова

АНАТОМИЯ ТАЛЛОМОВ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ХЛОРОПЛАСТОВ *ULVA FENESTRATA* В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ОСВЕЩЕНИЯ

E. A. TITLYANOV, V. F. MASHANSKY, N. T. GLEBOVA. THALLUS ANATOMY AND CHLOROPLAST ULTRASTRUCTURE OF *ULVA FENESTRATA* IN DIFFERENT CONDITIONS OF ILLUMINATION

Изучены световая зависимость фотосинтеза, анатомия и ультраструктура талломов морской прикрепленной водоросли *Ulva fenestrata* из грота и хорошо освещенного места верхней сублиторали на Дальнем Востоке (залив Петра Великого). Показано, что водоросли, обитающие в гроте, хорошо адаптированы к малой интенсивности света. Физиологически это приспособление выражается в раннем светонасыщении и высоких потенциальных возможностях увеличения скорости фотосинтеза. У живущих в гроте водорослей, по сравнению с растущими в условиях хорошего освещения, выше содержание пигментов, крупнее хлоропласты, а в их строме выше концентрация мембран тилакоидов.

Работами В. Н. Любименко с сотрудниками (Любименко, 1906, 1908; Любименко, Форш, 1923; Любименко, Тиховская, 1929) было положено начало изучению приспособительных реакций растений на сильный и слабый свет. Они впервые экспериментально доказали, что разным группам растений свойственна общая приспособительная реакция на изменение интенсивности светового потока — накопление фотосинтетических пигментов на единицу веса фотосинтезирующей ткани при снижении освещенности и уменьшение концентрации пигментов при повышении освещенности (Любименко, Форш, 1923; Любименко, Тиховская, 1929). Однако это не единственный путь адаптации растений к свету. Так, работами Иоргенсена (Jorgensen, 1964, 1969) было показано, что некоторые планктонные водоросли («Cyclotella type») приспосабливаются в онтогенезе к интенсивности освещения через изменение активности ферментных систем фиксации и восстановления углекислоты.

Параллельно изменению содержания пигментов при адаптации растений к той или иной интенсивности света наблюдаются анатомические и ультраструктурные изменения фотосинтезирующей ткани. Так, у теневых листьев увеличиваются размеры хлоропластов и соответственно уменьшается объем непластидных элементов клетки (Любименко, Форш, 1923; Цельникер, 1968). В листьях покрытосемянных растений и плаунов при затенении увеличивается количество гран в хлоропластах (Jagels, 1970а, б; Ballantine, Forde, 1970). Однако в настоящее время еще вряд ли можно четко определить, какие общие анатомические и ультраструктурные изменения происходят в фотосинтезирующих тканях растений при их адаптации к сильному и слабому свету.

Водные макрофиты особенно слабо изучены в отношении адаптации к условиям освещения, фотосинтеза и связанных с ним структур. В то же время только в относительно постоянных условиях водной среды можно избежать влияния повышенных температур, недостаточного водоснабжения и некоторых других факторов, нередко сопровождающих действие сильного света в наземных условиях. Кроме того, диапазон световых

условий обитания у водных растений очень широк, что еще больше повышает их ценность как объекта изучения адаптации растений к свету.

В данной работе сделана попытка оценить анатомические и ультраструктурные различия талломов морской зеленой водоросли *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht из сильно затемненного грота и открытого места верхней сублиторали.

Материал и методы исследования

Образцы для исследования собирали в июле—августе в Японском море (заливе Петра Великого, пролив Старка) на сублиторали о. Попова. Талломы *Ulva fenestrata* из грота (на глубине 1 м) и с открытого места (на той же глубине) обычно собирались в 11—14 часов и не позже чем через 30 минут анализировались. Кусочки таллома, взятые из его средней части, а также поперечные срезы этой части таллома (сделанные от руки бритвенным лезвием) просматривались в капле морской воды под световым микроскопом (объектив 40, окуляр 10) и фотографировались с помощью микрофотонасадки МФН-12 на пленку «микрат 300». Определение размеров клеток, межклеточного слоя и кутикулы проводилось на фотоснимках, сделанных при увеличении 400×3.5. Площадь, занимаемая хлоропластом в плоскости поверхности таллома, определялась по фотографии весовым методом. В каждом варианте измерения производились не менее трех раз в месяц, в трехкратной повторности.

Параллельно с анатомическими исследованиями материал фиксировался для электронной микроскопии в 2%-м глютаровом альдегиде на какодилатном буфере pH 7.4, доведенном до 950 миллиосмомолей добавлением сахарозы, с последующей дофиксацией четырехокисью осмия на том же буфере. Зафиксированный материал после проводки через спирты и ацетон заливался в аралдит. Ультратонкие срезы просматривались в микроскопе JEM-7. Снимки с увеличением 20 000×3 морфометрировались весовым методом.

Интенсивность фотосинтеза при различных световых режимах определяли радиометрическим методом. Опыты проводили при оптимальной концентрации бикарбоната в морской воде ($5 \cdot 10^{-3}$ М) и температуре 20°. В качестве осветителя использовали лампы накаливания; освещенность регулировалась нейтральными фильтрами и расстоянием до осветителя. Высечки из талломов после перенесения в условия опыта выдерживались в течение 30 минут. После этого в опытные сосуды добавлялась морская вода, содержащая радиоактивный бикарбонат, и талломы экспонировались на свету еще в течение 30 минут. Радиоактивный материал после опыта фиксировали в сушильном шкафу при 110° и растирали до получения гомогенной массы. Определение радиоактивности и расчет интенсивности фотосинтеза проводили методом О. Д. Быкова и В. И. Кошкина (1970).

Освещенность в гроте и на открытом месте измерялась в течение светового дня фитопиранометром Козырева и вычислялась в условных относительных единицах. За 100 единиц принималась освещенность водной поверхности открытого места. Определение солености, щелочности и pH морской воды, а также содержания кислорода проводилось общепринятыми гидрохимическими методами.

Результаты и обсуждение

Свет в гроте и на открытом месте на глубине 1 м, откуда были взяты водоросли для анализа, примерно равноценен по качеству, но более чем в 3 раза различается по общему количеству ФАР за день. Основные гидрохимические характеристики — соленость, pH, карбонатная щелочность, содержание кислорода, а также температура и движение воды в этих двух экологических нишах в августе и сентябре были примерно одинаковы (табл. 1). В связи с этим анатомические и ультраструктурные различия талломов *U. fenestrata* из грота и открытого места могут быть отнесены только к действию света.

ТАБЛИЦА 1

Характеристики факторов внешней среды в августе—сентябре в гроте и открытом месте верхней сублиторали (на глубине 1 м)

Факторы среды	Грот	Открытое место
Интенсивность света в % от освещенности водной поверхности	7	22
Температура, °C	18—21	15—21
Количество O_2, мг/л	7.9±0.3	7.6±0.6
pH	8.16±0.10	8.07±0.03
Карбонатная щелочность, мг-экв/л	2.12±0.09	2.06±0.01
Соленость, %	31.20	31.73
Движение воды	Сильное	Очень сильное

Ранее одним из авторов было показано, что у особей *U. fenestrata*, обитающих в гроте, содержание всех фотосинтетических пигментов в расчете на сырой вес таллома много выше, чем у той же водоросли в открытом месте (Титлянов, Звалинский, 1971; Титлянов, Ли, 1971). Наряду с повышением общего содержания пигментов по мере продвижения в грот изменяются также их количественные соотношения. Относительно больше, по сравнению с каротиноидами, повышается содержание хлорофиллов и особенно хлорофилла *б*.

Возникает вопрос — с какими анатомическими и ультраструктурными изменениями таллома и хлоропласта связано изменение количества пигментов. Однако чтобы рассматривать структурные изменения как адаптивные, надо было прежде всего выяснить, насколько особи *U. fenestrata* приспособлены к малой освещенности грота.

Была изучена интенсивность фотосинтеза при различных световых режимах при оптимальной температуре и концентрации бикарбонатов. Оказалось, что световые кривые фотосинтеза у водорослей из грота и с открытого места неодинаковы в течение светового дня. С 11 до 14 часов всегда наблюдался максимум фотосинтетической активности растений как из грота, так и с открытого места. Световые кривые фотосинтеза, построенные по относительным (рис. 1) и абсолютным значениям интенсивности фотосинтеза в расчете на сухой (рис. 2) и сырой (рис. 3) вес таллома, дают основание считать, что форма *U. fenestrata* из грота адаптирована к условиям низкой освещенности. Увеличение угла наклона линейного участка световой кривой и раннее световое насыщение фотосинтеза, очевидно, свидетельствуют о более полном, чем у формы с открытого места, использовании света малых интенсивностей. Высокий уровень плато световой кривой и отсутствие ингибирования фотосинтеза сильным светом показывают, что потенциальные возможности фотосинтеза у водоросли из грота не уменьшаются, а даже несколько увеличиваются по сравнению с особями, обитающими при высокой интенсивности света. Подобная закономерность, вероятно, является общей для видов, способных легко адаптироваться к различной интенсивности света изменением содержания пигментов.

Представляло существенный интерес выяснить, какие анатомические и ультраструктурные особенности имеют талломы и хлоропласты водорослей, приспособленных к большой и малой интенсивности света. С этой целью в течение лета и осени была изучена анатомия талломов водорослей с открытого места верхней сублиторали и из грота. В июле и августе (табл. 2) не было найдено достоверной разницы в размерах клеток и толщине клеточных стенок. Из всех элементов структуры достоверное различие обнаружено только по площади, занимаемой хлоропла-

стом в плоскости таллома. У водорослей из грота она составляла 40% от площади, занимаемой клеткой, а у водорослей с открытого места — 25% (табл. 2, см. вклейку рис. 4).

Параллельно с изучением анатомии талломов водорослей из грота и открытого места было проведено электронно-микроскопическое исследование ультраструктуры их хлоропластов.

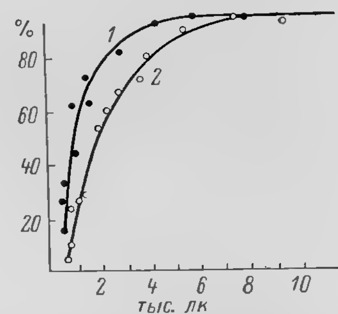


Рис. 1. Световые кривые фотосинтеза *Ulva fenestrata* из грота (*1*) и хорошо освещенного места верхней сублиторали (*2*).

По оси ординат — средние относительные величины интенсивности фотосинтеза за день.

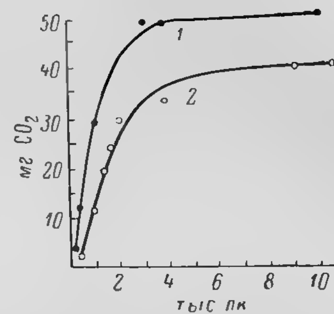


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза (в мг CO_2/г сухого веса в час) у *Ulva fenestrata* из грота (*1*) и хорошо освещенного места верхней сублиторали (*2*).

На обзорных снимках хлоропласт *U. fenestrata* на поперечном срезе имеет вид полумесяца и окружен слоем цитоплазмы (рис. 5, см. вклейку). При больших увеличениях (рис. 6, см. вклейку) видны тилакоиды. В строму хлоропласта включены рибосомы и полирибосомы, а также крахмальные зерна и пластоглобулы. В центре хлоропласта лежит пиреноид. Удается обнаружить все основные элементы гранальной структуры, выделенные И. М. Кислюк и В. Ф. Машанским (1965), а также Бехманом с сотрудниками (Bachmann и др., 1969) для высших растений — слипшиеся тилакоиды и глубокие складки отдельных тилакоидов. Реже можно видеть единичные тилакоиды, окруженные стромой.

ТАБЛИЦА 2

Размеры анатомических элементов талломов (в мкм) и площадь (в %), занимаемая хлоропластом в клетке (в проекции сверху) у *Ulva fenestrata* из грота и открытого места верхней сублиторали

Анатомические показатели	Водоросль из грота	Водоросль с открытого места
Высота клеток	37±0.4	37±1.3
Длина клеток	18±1.0	20±0.9
Ширина клеток	13±0.7	15±0.6
Толщина кутикулы . .	5.8±0.6	3.3±0.9
Толщина межклеточного слоя	9±1.3	13±1.6
Толщина клеточной стенки	1±0.1	0.8±0.1
Площадь, занимаемая хлоропластом	40±1.0	25±1.0

Пиреноид разделен на 2 или 3 сектора. Каждый сектор окружен однослойной мембраной и состоит из центрального тела, имеющего гранулярную структуру, и периферического крахмального зерна. Между внутренним

краем крахмального зерна и поверхностью центрального тела располагается светлая зона, не ограниченная мембранами. К пиреноиду подходят и заканчиваются возле него тилакоиды хлоропласта; это не наблюдается вблизи крахмальных зерен, лежащих вне пиреноида, где тилакоиды как бы обтекают крахмальное зерно.

Различия между структурой хлоропластов водорослей из грота и с открытого места весьма значительны. В хлоропластах водорослей, обитающих на открытом месте, наблюдается значительное набухание тилакоидов (рис. 7, см. вклейку). Проводя аналогию с митохондриями (Машанский и др., 1966), мы склонны считать, что это явление связано с активацией ионного транспорта в хлоропластах. Однако можно предположить, что набухание происходит в момент фиксации материала, но в этом случае оно также обусловлено функциональными особенностями тилакоидов водорослей хорошо освещенных местообитаний. Возможно, что в этих условиях в межмембранном пространстве тилакоидов накапливается больше осмотически активных веществ, чем в тилакоидах водорослей из грота. Это могут быть продукты фотосинтеза, а также неорганические ионы, связанные с фотохимическими и транспортными процессами в тилакоидах хлоропластов.

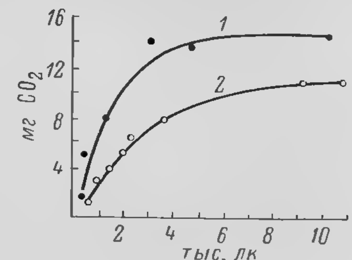


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза (в мг CO_2/г сырого веса в час) у *Ulva fenestrata* из грота (*1*) и хорошо освещенного места верхней сублиторали (*2*).

Хлоропласты водорослей из грота и с открытого места значительно различаются по концентрации мембран в строме. У водорослей из грота тилакоиды упакованы более плотно (рис. 8, см. вклейку). Это подтверждено морфометрическим анализом, путем сравнения у водорослей из грота и хорошо освещенного места отношения площади, занимаемой стромой, к площади, занимаемой мембранами, на срезе ламеллярной части хлоропласта (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Морфометрический анализ электронно-микроскопических снимков ультратонких срезов через хлоропласты водоросли *Ulva fenestrata* из разных экологических ниш

Место обитания водоросли	Отношение площади стромы к площади мембран тилакоидов	Отношение площади крахмальных зерен и липидных капель к площади тилакоидов и стромы
Грот	1.9	1.2
Хорошо освещенное место . .	3.9	9.8

В строме хлоропластов у водорослей с открытого места значительно больше, чем у водорослей из грота крахмала и липидных капель, что также подтверждается данными морфометрии (табл. 3). Отношение площади срезов в хлоропласте, занимаемой крахмальными зернами и липидными каплями, к площади, занимаемой ламеллами, в несколько раз больше у водорослей с освещенного места по сравнению с водорослями из грота.

Таким образом, *U. fenestrata* в природных условиях хорошо приспособлена к обитанию как при больших, так и при малых интенсивностях света. Адаптация к слабому освещению, как и у большинства растений, у нее связана с увеличением количества фотосинтетических пигментов на весовую единицу фотосинтезирующей ткани. Однако увеличение

концентрации пигментов у *U. fenestrata* не сопровождается изменением анатомии таллома, как это наблюдается в листьях высших растений суши (Любименко, Форш, 1923; Цельникер, 1968). Накопление пигментов происходит параллельно увеличению объема хлоропласта и концентрации ламелл в строме. Последний вывод, сделанный на основе морфометрического анализа, связан с важной проблемой концентрации хлорофилла внутри мембраны. Однако решение вопроса о возможности колебаний концентрации фотосинтетических пигментов в мембранах хлоропластов и пределах этих колебаний требует разработки нового методического подхода.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д., В. И. Кошкин. (1970). Определение радиоактивности препаратов в слое полного поглощения. В сб.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л. — Кислюк И. М., В. Ф. Машанский. (1965). Ультрамикроскопическая структура хлоропласта. Бот. ж., 50, 10. — Любименко В. Н. (1906). Новые данные о чувствительности хлорофиллоносного аппарата светолюбивых и теневыносливых растений. Лесн. ж., 36, 1. — Любименко В. Н. (1908). Влияние света различной напряжённости на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. Тр. по лесн. опытн. делу в России, 13. — Любименко В. Н., Т. Б. Форш. (1923). К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев. Изв. Естеств.-научн. инст. им. Лесгафта, 6. — (Любименко В. Н., З. П. Тиховская) Lubimenko V. N., Z. P. Tichovskaja. (1929). Recherches sur la photosynthèse et l'adaptation chromatique chez les algues marines. Тр. Севастоп. биол. станц., 1. — Машанский В. Ф., Л. Н. Винниченко, Ю. В. Наточин. (1966). Электронномикроскопическое исследование эффекта питуитрина на мочевой пузырь лягушки. Цитология, 8, 1. — Титлянов Э. А., В. И. Звалинский. (1971). Пигментная характеристика и интенсивность фотосинтеза зеленых морских водорослей, обитающих на разных глубинах. В сб.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Титлянов Э. А., Б. Д. Ли. (1971). К изучению механизма хроматической адаптации фотосинтетического аппарата зеленых морских водорослей. Информац. бюлл. Сибирск. инст. физиол. и биохим. раст. СО АН СССР, 8. — Цельникер Ю. А. (1968). Адаптация лесных растений к затенению. Бот. ж., 53, 10. — Bachmann M. D., D. S. Robertson, C. C. Bowen. (1969). Thylakoid anomalies in relation to grana structure in pigment-deficient mutants of *Zea mays*. J. Ultrastruct. Res., 28, 5/6. — Ballantine J. E. M., A. Forde. (1970). The effect of light intensity and temperature on plant growth and chloroplast ultrastructure in soybean. Amer. J. Bot., 57, 10. — Jagels R. (1970a). Photosynthetic apparatus in *Selaginella*. I. Morphology and photosynthesis under different light and temperature regimes. Canad. J. Bot., 48, 10. — Jagels R. (1970б). Photosynthetic apparatus in *Selaginella*. II. Changes in plastid ultrastructure and pigment content under different light and temperature regimes. Canad. J. Bot., *48*, 10. — Jorgensen E. Y. (1964). Adaptation to different ligth intensities in the diatom *Cyclotella meneghiniana* Kutz. Physiol. Plantarum, 17, 1. — Jorgensen E. Y. (1969). Light adaptation in different algal species. Physiol. Plantarum., 22, 6.

Институт биологии моря
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
г. Владивосток
и
Институт цитологии
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 XI 1973.

SUMMARY

The light dependence of photosynthesis, the anatomy and ultrastructure of thallus in the attached marine algae *Ulva fenestrata*, sampled from a grotto and from a well illuminated place of the upper sublitoral have been studied.

It was found that algae inhabiting grotto were well adapted to low light intensity. Physiologically this adaptation is expressed in early light saturation and high potential possibilities of photosynthesis. In the grotto algae the total pigmentary contents, the sizes of chloroplasts and the concentration of tilakoide membranes in their stroma increase as compared with the well illuminated ones.

УДК 582.035 : 581.132 : 581.3

Б. С. Мошков, Г. А. Одуманова-Дунаева, Е. В. Соловьев, Н. В. Хованская

ВЗАИМОСВЯЗЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ РАЗВИТИЯ С ФОТОСИНТЕЗОМ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

B. S. MOSHKOV, J. A. ODUMANOVA-DUNAYEVA, E. V. SOLOVJEV, N. V. KHOVANSKAYA. THE CORRELATION OF PHOTOPERIODIC REACTION WITH PHOTOSYNTHESIS DURING THE ONTOGENESIS OF PLANTS

Обнаружены различия во взаимосвязи репродуктивного развития с фотосинтезом у короткодневного и длиннодневного растений на первых этапах онтогенеза, предшествующих индукционному периоду (периоду воздействия, благоприятному для цветения фотопериодическим режимом).

Во время роста перед индукционным периодом при длине дня, исключающей переход в репродуктивное состояние, у короткодневного растения periллы масличной отсутствие фотосинтеза (в атмосфере без углекислого газа) в течение некоторого времени (от 3 до 7 суток) не только не замедляет фотопериодическую реакцию репродуктивного развития, но даже стимулирует ее. У длиннодневного растения абиссинской капусты репродуктивное развитие оказалось тесно связанным с фотосинтетической ассимиляцией CO_2 на протяжении всего периода онтогенеза вплоть до бутонизации.

Максимальное усиление зависимости репродуктивного развития от фотосинтетической ассимиляции CO_2 у обоих видов растений наблюдается в индукционный период и значительно опережает начало репродуктивной фазы, сопровождающееся обычно максимальной интенсивностью фотосинтеза.

Одним из первых этапов изучения взаимосвязи репродуктивного развития растений с фотосинтезом были наблюдения за фотосинтетической активностью листьев в течение онтогенеза. Эти исследования привели к вполне определенному выводу: характер фотосинтетической деятельности растений в ходе онтогенеза может быть выражен в виде кривой с максимумом, который совпадает с периодом начала формирования репродуктивных органов (Катунский, 1939; Вальтер и др., 1941, и др.). Хотя такой методический подход помогал установить наличие связи развития растений с фотосинтезом, он не позволял выяснить роль фотосинтеза в процессах, приводящих к переходу от вегетативного состояния в репродуктивное, а наблюдаемый подъем фотосинтеза в начале репродуктивной фазы можно было отнести за счет обратного воздействия процессов развития на фотосинтетический аппарат.

Для изучения роли фотосинтеза в фотопериодической (актиноритмической) реакции развития мы выбрали типичное короткодневное (никтофильное) растение периллу масличную *Perilla ocymoides* L. и типичное длиннодневное (никтофобное) растение абиссинскую капусту *Brassica carinata* A. Braun. У этих растений можно достаточно четко разграничить три периода онтогенеза предшествующих формированию репродуктивных органов: период вегетативного состояния при выращивании в условиях длины дня, неблагоприятной для репродуктивного развития; период физиологической перестройки листьев во время кратковременного воздействия фотопериодическим режимом, благоприятным для зацветания (индукционный период); период выявления фотопериоди-

ческой (актиноритмической) реакции (последействие индукционного фотопериода) в условиях неблагоприятного для развития светового режима.

Исключение фотосинтетической ассимиляции CO_2 на различные сроки в каждый из указанных периодов позволяет ответить на вопрос о роли фотосинтеза в процессах, обусловливающих изменение физиологического состояния растений при переходе к репродукции.

При изложении материала мы будем использовать выражения «исключение фотосинтеза» и «отсутствие фотосинтеза», подразумевая под этим исключение или отсутствие фотосинтетической ассимиляции внешней углекислоты.

В течение 1971—1973 гг. нами была исследована актиноритмическая реакция периллы масличной и абиссинской капусты в строго контролируемых условиях искусственного освещения в зависимости от наличия или отсутствия фотосинтеза в разные периоды онтогенеза. Опыты проводились по методике, подробно описанной нами ранее (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972, 1973). Для исключения фотосинтеза на свету листья (не отделенные от растения) или целые растения заключались в герметичные стеклянные камеры, через которые циркулировал воздух, лишенный углекислоты. Полное отсутствие CO_2 в воздухе, поступающем в камеры, контролировалось с помощью электронного газоанализатора с полупроводниковым датчиком по теплопроводности. В этих условиях листья периллы и абиссинской капусты выделяют небольшое количество углекислоты, так что на выходе из камер устанавливается постоянная низкая концентрация CO_2, соответствующая углекислотному компенсационному пункту «Г» (Jackson, Volk, 1970; Хит, 1972). Для обоих растений она составляла 0.006%. Интенсивность фотосинтеза в обычной атмосфере (с 0.03% CO_2) на свету ламп накаливания (200—250 вт/м^2) достигала у периллы 4—6 мг CO_2/дм^2·час, у абиссинской капусты 4—7 мг CO_2/дм^2·час.

Для исключения фотосинтеза в нормальной атмосфере использовалась экспозиция в темноте. В каждом варианте опыта исследовалось одновременно от 6 до 12 растений. Опыты неоднократно повторялись.

Перилла масличная выращивалась при непрерывном люминесцентном освещении, где она остается в вегетативном состоянии неопределенно долгое время. В возрасте 1—1.5 месяцев растения поступали в опыт. Все опыты с периллой проводились параллельно при люминесцентном освещении (25—30 вт/м^2) и при свете ламп накаливания (200—250 вт/м^2). Такой методический прием позволял получить сравнительный материал для обсуждения роли спектрального состава света в фотопериодической индукции и взаимосвязи фотосинтеза с развитием.

При исключении атмосферной углекислоты в условиях непрерывного люминесцентного освещения на 3—6 суток, непосредственно перед 6—8-дневным индукционным периодом, репродуктивное развитие периллы не только задерживается, но даже несколько ускоряется; увеличивается число растений, перешедших к цветению (рис. 1, *А*). При сокращении индукционного периода до 6 коротких 10-часовых дней в условиях освещения лампами накаливания к репродуктивному развитию переходят лишь единичные растения. Выдерживание листьев перед индукцией при непрерывном освещении в атмосфере без CO_2 в течение 3—7 суток увеличивает число репродуктивных точек роста до 40—43%, а число растений, перешедших к репродукции,— до 60—70% (рис. 1, *Б*).

Развитие периллы ускоряется в значительно большей степени при помещении растений (или листьев) на 3—7 суток в темноту непосредственно перед индукцией коротким днем (рис. 1, *Б*). Это свидетельствует о неравнозначности обоих способов исключения фотосинтеза (в атмосфере без CO_2 на свету или при экспозиции в темноте) для фотопериодической реакции периллы масличной. Тот факт, что исключение фотосинтеза на свету в безуглекислотной атмосфере перед индукционным периодом способствует репродуктивному развитию, подтверждает наше прежнее предположение о значении фотосинтеза для образования или

проявления активности ингибиторов, блокирующих актиноритмическую реакцию никтофильных растений при длительном ежесуточном освещении (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1973). Длительная непрерывная экспозиция в темноте сама по себе не заменяет фотопериодического режима (Одуманова, 1959; Мошков, 1961). Однако выдерживание растений в темноте перед оптимальным фотопериодическим воздействием значительно ускоряет развитие и позволяет сократить длину индукционного периода (Селицкая, 1969). Очевидно, длительное темновое воздействие, предшествующее короткодневному режиму, обусловливает не только исключение фотосинтеза, но и способствует прохождению тех процессов метаболизма, которые направляют развитие у никтофильных растений.

Несмотря на небольшую мощность излучения, люминесцентный свет оказывается более эффективным в фотопериодической индукции, чем свет ламп накаливания. Указания на этот счет уже имеются в литературе (Мошков, Плотникова, 1968). При люминесцентном освещении актиноритмическая реакция периллы становится менее чувствительной к исключению фотосинтеза. Аналогичные данные получили Сауней и Камминг (Sawhney, Cumming, 1971) в опытах с *Chenopodium rubrum* L. Этот результат следует приписать различию в спектральном составе обоих источников света, а именно значительному содержанию дальней красной радиации в излучении ламп накаливания и ее почти полному отсутствию в световом потоке люминесцентных ламп.

При исключении атмосферной углекислоты на 2 суток в начале 7-дневного воздействия короткодневным режимом при люминесцентном освещении развитие периллы масличной почти не задерживается. При исключении фотосинтеза в середине 7-дневной индукции коротким 9-часовым днем развитие периллы уже запаздывает, а пребывание растений последние 2 суток в атмосфере без CO_2 значительно подавляет репродуктивный процесс (рис. 2, *А*). Темпы развития периллы оказались совершенно одинаковыми при варьировании мощности света в безуглекислотный период от 4 до 25 вт/м^2. Это свидетельствует о том, что в описанных экспериментах световые реакции, регулирующие репродуктивное развитие в отсутствие фотосинтеза, насыщаются светом низкой интенсивности, а также исключает роль возможной реассимиляции углекислоты дыхания.

Аналогичные данные были получены в условиях люминесцентного освещения при исключении атмосферной углекислоты на 4 суток в разные периоды 13-дневной индукции.

В условиях света ламп накаливания исключение атмосферной углекислоты оказывает более неблагоприятное воздействие на фотопериодическую реакцию цветения периллы (рис. 2, *Б*). Так, пребывание в безуглекислотной атмосфере в первые или последние 2 дня 7-дневного индукционного периода или в последние 3 дня 9-дневной индукции 10-часовым днем полностью ликвидирует эффективность актиноритмического воздействия. При исключении фотосинтеза на 3 суток в начале и середине 9-дневной индукции перилла переходит к цветению, хотя и позднее, чем растения, находившиеся 9 коротких дней в обычной атмосфере. У контрольных растений (6 коротких дней в обычной атмосфере) развитие в этих опытах отсутствовало (рис. 2, *Б*).

Не менее важную роль играет фотосинтез при непрерывном освещении в период фотопериодического последействия, следующий за индукционным периодом. Значение фотосинтеза в проявлении актиноритмической реакции у растений с уже индуцированными листьями неоднократно подчеркивал Б. С. Мошков в опытах с прививками и светом разного спектрального состава (Мошков, 1950, 1961; Мошков, Чулановская, 1962).

Исключение атмосферной углекислоты на 3—6 дней в постиндукционный период при непрерывном освещении значительно тормозит осуществление актиноритмической реакции в условиях люминесцентного освещения (рис. 3, *А*) и может полностью подавить репродуктивное раз-

витие на свету ламп накаливания (рис. 3, *Б*). Если в период воздействия благоприятным для развития periллы короткодневным режимом и в первые 4—7 дней последующего периода непрерывного освещения растения

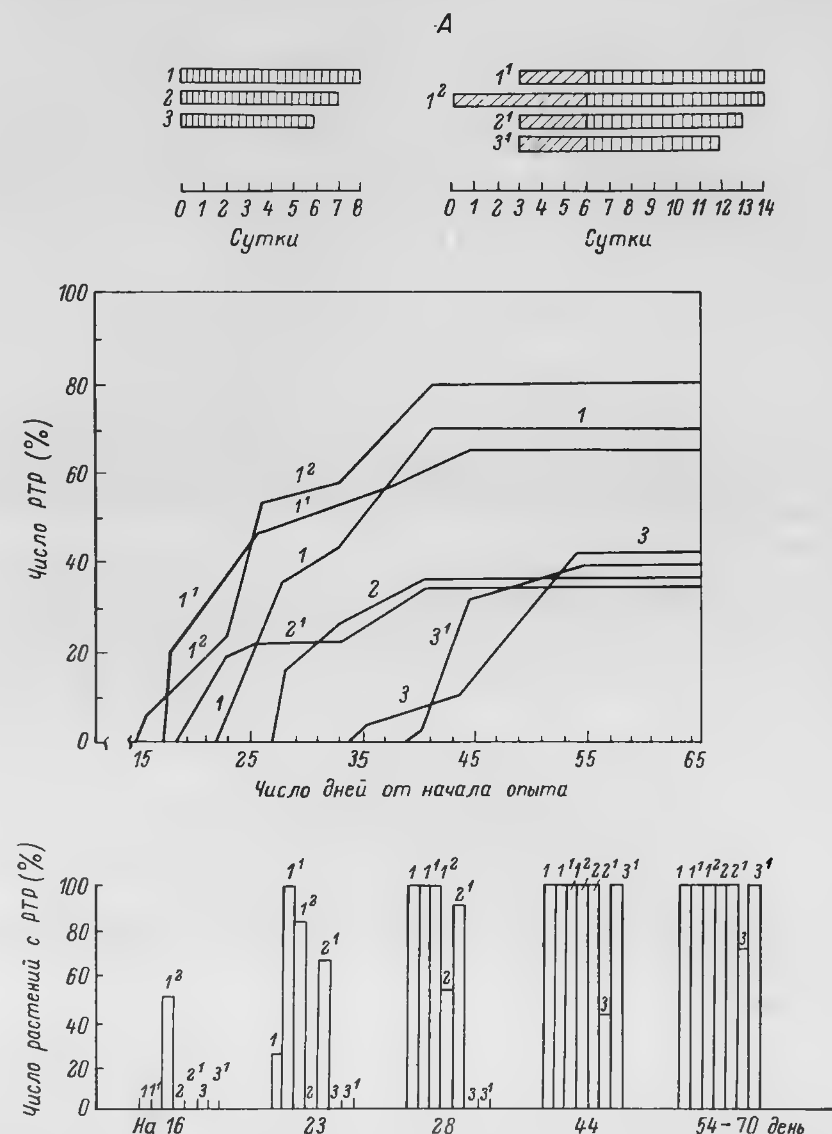


Рис. 1. Репродуктивное развитие *Perilla ocymoides* L. при затемнении растений или исключении атмосферной углекислоты перед индукционным периодом при непрерывном люминесцентном освещении (*А*) и при непрерывном освещении светом ламп накаливания (*Б*).

В верхней части рисунков 1, 2, 3, 5 и 7 изображены варианты опытов: *светлые полосы* соответствуют экспозиции растений на свету, *вертикальная штриховка* обозначает короткодневный режим с длиной дня 10 часов, *косая штриховка* указывает на исключение атмосферной углекислоты при непрерывном освещении, *черным* показаны периоды пребывания растений в темноте, *двойная штриховка* обозначает исключение атмосферной углекислоты в условиях короткого дня; началом опыта мы считаем начало индукции; *РТР* — репродуктивные точки роста.

находились в нормальной атмосфере, и лишь позднее в течение 3—4 дней не могли осуществлять фотосинтез из-за отсутствия атмосферной углекислоты, то репродуктивное развитие подавлялось уже в меньшей степени; но все же оно заметно отставало от контрольного варианта, когда растения или отдельные листья все время находились в обычной атмосфере (рис. 3, *А*). Исключение атмосферной углекислоты при непрерывном освещении в период последействия неблагоприятно сказывается

на актиноритмической реакции даже в том случае, если воздействие коротким 10-часовым днем продлевалось до 15 суток.

Когда для исключения фотосинтеза в постиндукционный период используется экспозиция растений или листьев в темноте в течение 3—6 суток, развитие периллы протекает почти такими же темпами, как

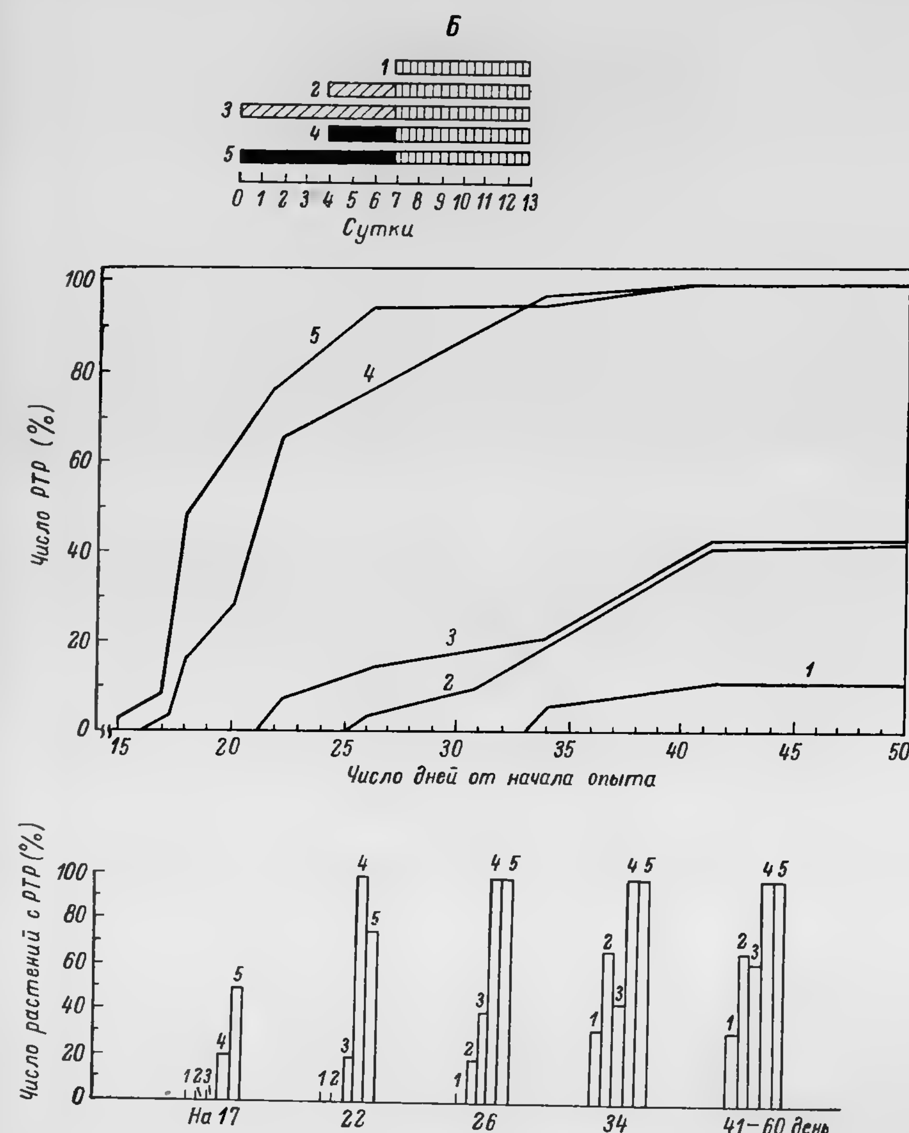


Рис. 1 (*продолжение*).

и у контрольных растений, находившихся при непрерывном освещении лампами накаливания. Продление темновой экспозиции до 10 дней уже значительно замедляет актиноритмическую реакцию, но оказывается гораздо менее вредным, чем исключение фотосинтеза на свету в отсутствие CO_2 в течение 3—6 суток (рис. 3, *Б*). Мы видим, что не слишком длительный период темноты, дополняющий фотопериодическое воздействие, способствует завершению актиноритмической реакции. Длительное пребывание в темноте уже отрицательно влияет на репродуктивное развитие периллы, поскольку сильнее сказывается отсутствие фотосинтеза. К таким же выводам пришел ранее Б. С. Мошков (1961) в опытах с хризантемой.

Проведенные исследования показывают, что при экспозиции растений

в темноте темновые метаболитические процессы, вызывающие репродуктивное развитие никтофильных растений, в известной мере компенсируют отсутствие фотосинтеза. В связи с этим более правильным приемом, позволяющим выяснить зависимость развития от фотосинтеза, является

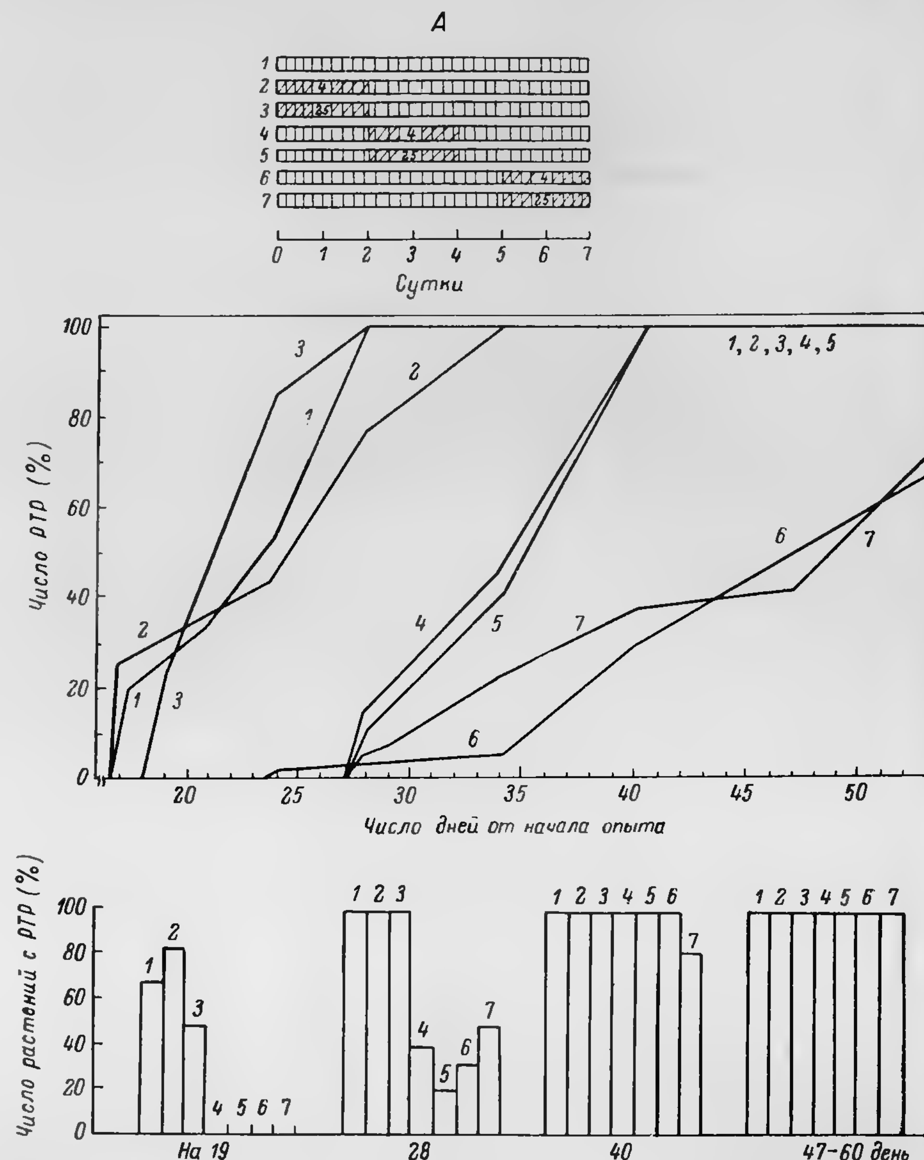


Рис. 2. Репродуктивное развитие *Perilla ocymoides* L. при исключении атмосферной углекислоты в разные сроки воздействия короткодневным режимом при люминесцентном освещении (*А*) и при освещении светом ламп накаливания (*Б*).

Обозначения указаны в подписях к рис. 1. *Цифры* на полосах с двойной штриховкой обозначают мощность света в данный период: *4* — 4 вт/м², *25* — 25 вт/м².

исключение фотосинтеза в условиях того же фотопериодического режима, в котором находится контрольный вариант. Это достигается изъятием углекислоты из окружающего воздуха.

Анализ полученного материала обнаруживает закономерное изменение зависимости актиноритмической реакции периллы от фотосинтеза в течение онтогенеза (рис. 4). Если в период непрерывного освещения, предшествующего фотопериодической индукции, фотосинтез лишь тормозит репродуктивное развитие периллы, то в первые дни короткодневного режима исключение фотосинтеза не играет существенной роли.

Дальнейший ход физиологической перестройки листа в индукционный период уже теснейшим образом взаимосвязан с фотосинтетическим процессом. Влияние фотосинтеза на развитие постепенно ослабевает в период последействия в условиях непрерывного освещения, после экспозиции при короткодневном режиме. Эту динамику взаимосвязи развития с фото-

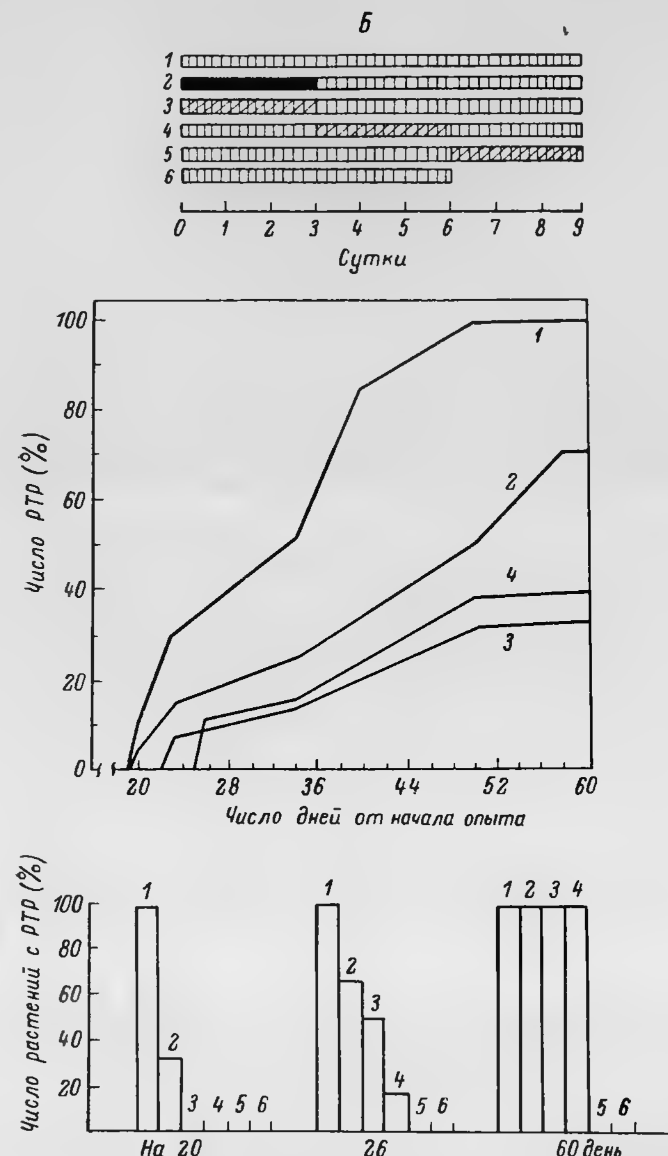


Рис. 2 (*продолжение*).

синтезом у периллы масличной можно выразить в виде кривой с максимумом, который приходится на вторую половину минимального 7-дневного индукционного периода. Так обстоит дело в условиях люминесцентного освещения. На свету ламп накаливания зависимость актиноритмической реакции от фотосинтеза в индукционный период еще более усиливается: для нормального прохождения физиологических процессов, обусловливающих репродуктивное развитие, перилла должна находиться в атмосфере обычного воздуха и фотосинтезировать в течение всего 7-дневного индукционного периода. Характерно, что максимальная потребность растений периллы в фотосинтезе для репродуктивного разви-

тия появляется задолго до морфологического выражения репродуктивной фазы, в период напряженного протекания интимных процессов метаболизма, связанных с переходом от вегетативного состояния к репродуктивному, которые лишь позднее находят свое выражение в образовании генеративных органов. В этот период морфологически растения можно считать вегетативными и интенсивность их фотосинтеза еще не достигает максимума. Только спустя некоторое время (примерно через полмесяца), с началом формирования репродуктивных органов, фото-

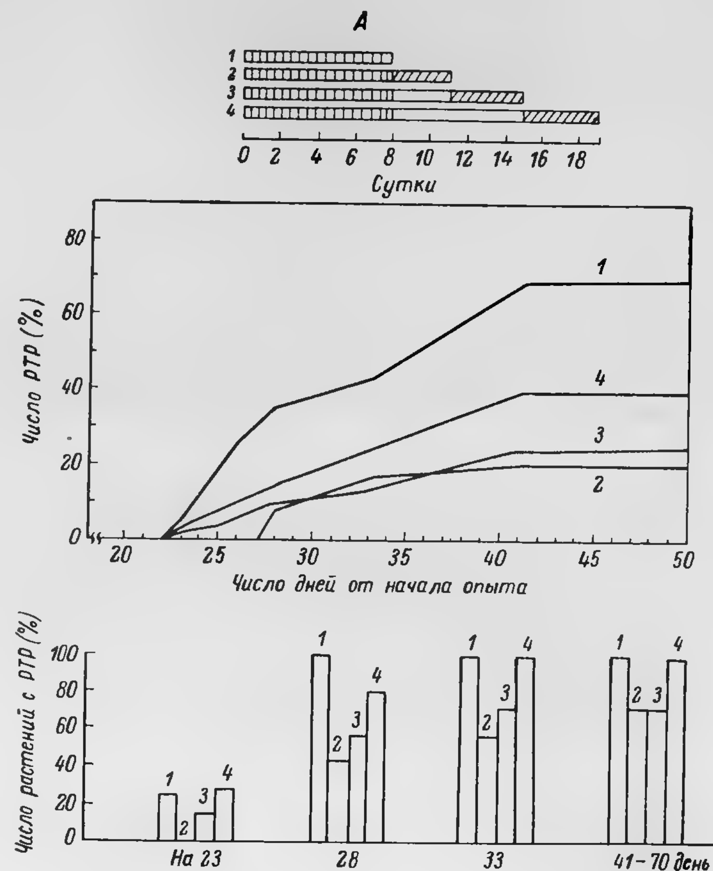


Рис. 3. Репродуктивное развитие *Perilla ocymoides* L. при затемнении растений или при исключении атмосферной углекислоты в период фотопериодического последействия в условиях непрерывного люминесцентного освещения (*А*) или непрерывного света ламп накаливания (*Б*).

Обозначения указаны в подписях к рис. 1.

синтез достигает максимальной интенсивности под влиянием уже наступившего процесса репродукции (Катунский, 1939).

Следует отметить и тот факт, что в первые дни индукционного периода начальные стадии актиноритмической реакции периллы масличной могут протекать в отсутствие фотосинтетической ассимиляции CO_2. Ответственными за эти процессы могут быть фотоактивные системы фотоморфогенеза (Hendricks, Borthwick, 1965). Надо полагать, что немалую роль здесь играют реакции, развертывающиеся на базе циклического фотофосфорилирования, которое насыщается уже при незначительной освещенности и может протекать в атмосфере, лишенной углекислоты. За счет циклического фотофосфорилирования существует возможность запасания световой энергии в отсутствие фотосинтетического усвоения CO_2. Эта энергия способствует протеканию целого ряда реакций биосинтеза веществ, непосредственно не связанных с циклом Кальвина (синтез

олиго- и полисахаридов, белковых соединений), обеспечивает передвижение ранее синтезированных в хлоропластах веществ в цитоплазму и поглощение ионов (Глаголева, Заленский, 1966, 1971; Заленский и др., 1966; Филиппова, Заленский, 1971; Tanner и др., 1969; Петров, Лосева, 1971).

Материалы, полученные в опытах с периллой масличной, интересно сопоставить с данными аналогичных опытов, проведенных с типичным

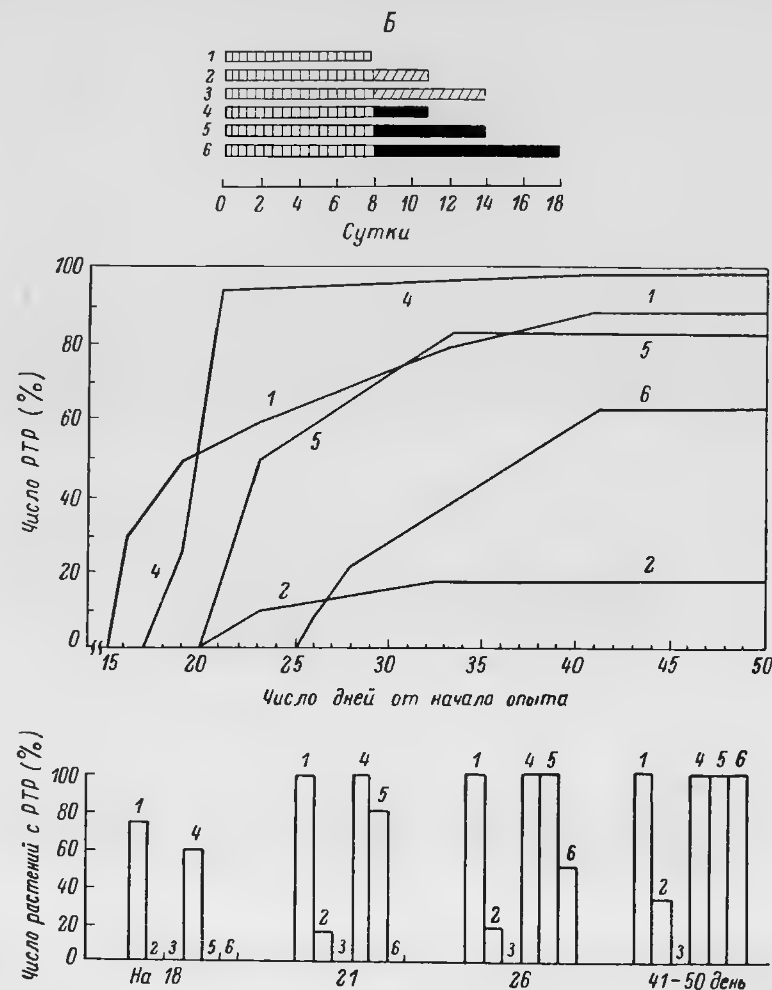


Рис. 3 (*продолжение*).

длиннодневным (никтофобным) растением абиссинской капустой. Абиссинская капуста выращивалась на свету ламп накаливания в условиях короткого дня, исключающего ее репродуктивное развитие. Опыты проводились с растениями в возрасте около 1 месяца.

В нормальной атмосфере достаточно 4 суток непрерывного освещения лампами накаливания для того, чтобы абиссинская капуста на 10—13-й день перешла к бутонизации. При исключении атмосферной углекислоты в условиях короткодневного режима на 4 суток перед индукцией непрерывным светом или в постиндукционный период развитие растений значительно задерживается (рис. 5, *А*). Возникает предположение об отсутствии ингибиторов репродуктивного развития в листьях абиссинской капусты в условиях неблагоприятного для актиноритмической реакции короткого дня или о непричастности фотосинтеза к их возникновению.

Еще более неблагоприятным для развития абиссинской капусты является исключение фотосинтеза в ходе воздействия непрерывным светом в индукционный период (рис. 5, *Б*). В это время для сильного подавления и исключения бутонизации достаточно лишь 1 суток в атмосфере без CO_2 или 1 суток темноты. Для нормального репродуктивного развития абиссинской капусты весь индукционный период (4 суток) должен протекать в обычной атмосфере при одновременно идущем фотосинтезе. Максимальная зависимость процессов репродуктивного развития от фотосинтеза

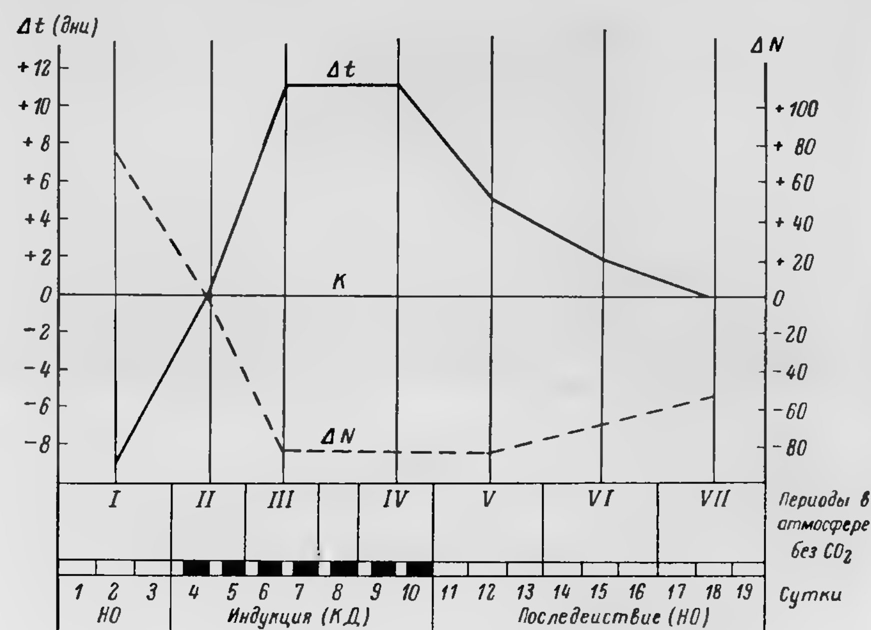


Рис. 4. Динамика зависимости репродуктивного развития *Perilla ocymoides* L. от фотосинтеза в разные периоды онтогенеза (люминесцентное освещение).

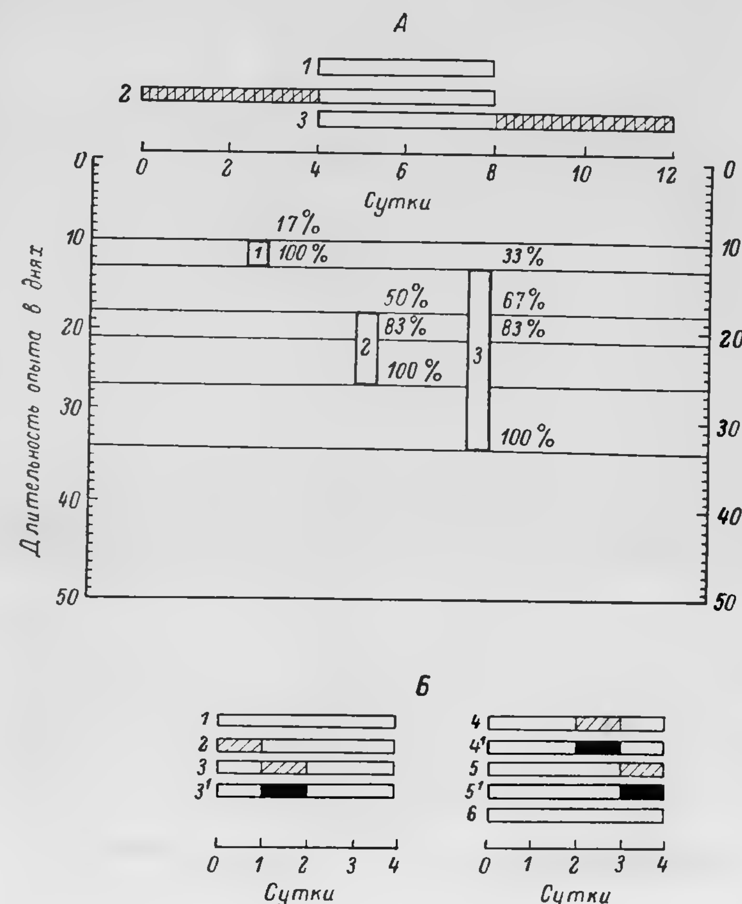
Δt — изменение начальных сроков репродуктивного развития при исключении атмосферной углекислоты в разные периоды онтогенеза по сравнению с контролем — *К* (все время в обычной атмосфере); цифры со знаком + обозначают замедление развития, цифры со знаком — — его ускорение по отношению к контролю, условно принятому за 0-уровень; ΔN — изменение числа растений с РТР (в %) при исключении атмосферной углекислоты в разные периоды онтогенеза по сравнению с контрольным вариантом (0-уровень) на 25-й день опыта; *КД* — короткий день, *НО* — непрерывное освещение.

и у этого растения наблюдается задолго (за 9—12 дней) до появления бутонов (рис. 6).

Аналогичные данные были получены в опытах с исключением атмосферной углекислоты на 2 суток в разные сроки более длительного 8-дневного индукционного периода.

В большой серии опытов с абиссинской капустой фотосинтез периодически исключался в течение индукционного периода обоими способами (на свету в отсутствие CO_2 и при экспозиции в темноте). Таким образом, в опыте был ряд вариантов, в которых непрерывное освещение лампами накаливания 1—2—3 суток в обычной атмосфере чередовалось с равным числом суток в атмосфере без CO_2, или 1—2—3 суток на свету в обычной атмосфере чередовалось с равными сроками темноты. Контролем служили растения, находившиеся весь период опыта (12 дней) в обычной атмосфере при непрерывном освещении.

Полученные данные показывают, что периодическое исключение фотосинтеза в течение индукционного периода задерживает репродуктивное развитие абиссинской капусты (рис. 7), хотя и в разной степени в зависимости от характера чередования условий свето-темнового и воздушного режимов. В отсутствие углекислоты свет низкой интенсивности (4 вт/м^2)



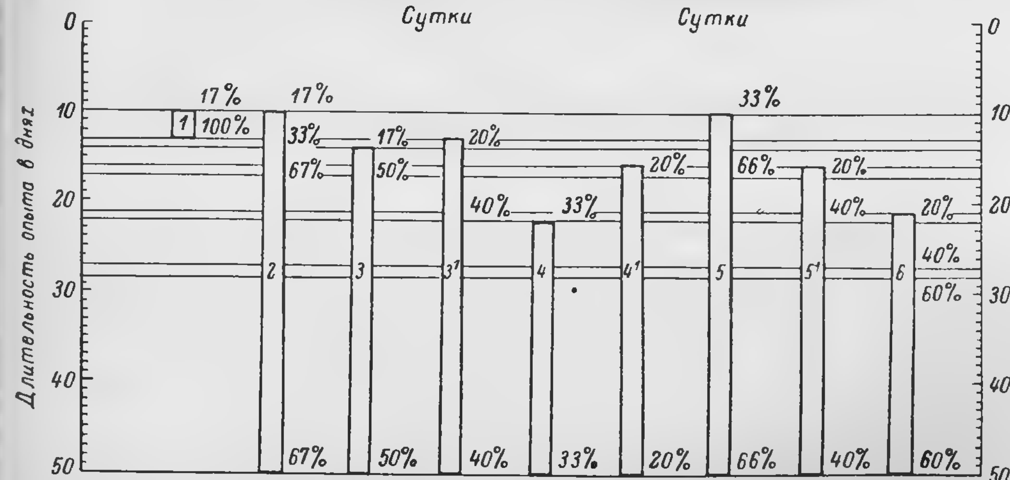


Рис. 5. Репродуктивное развитие *Brassica carinata* A. Braun при затемнении растений или исключении атмосферной углекислоты перед индукционным периодом и после него (*А*) и в разные сроки индукционного периода при непрерывном освещении светом ламп накаливания (*Б*).

Цифры справа от столбиков показывают процент бутонизирующих растений. Обозначения указаны в подписях к рис. 1.

оказывал такое же воздействие на актиноритмическую реакцию, как и темнота. В этих условиях наблюдается интенсивный дыхательный газообмен листьев (1.0 мг CO_2/дм^2·час). Вместе с тем в нормальной атмосфере непрерывный свет мощностью 4 вт/м^2 уже стимулирует актиноритмическую реакцию абиссинской капусты.

При такой низкой интенсивности света был зарегистрирован слабый фотосинтез (0.16 мг CO_2/дм^2·час), через 10—12 дней листья начали желтеть, но тем не менее половина растений переходила к бутонизации, хотя и в весьма поздние сроки.

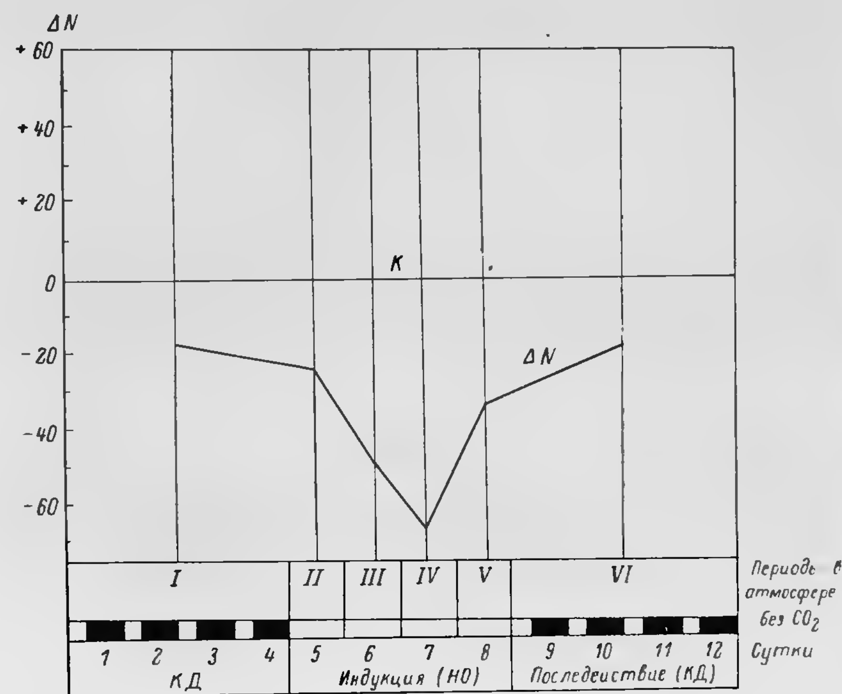


Рис. 6. Динамика зависимости репродуктивного развития *Brassica carinata* A. Braun от фотосинтеза в разные периоды онтогенеза (лампы накаливания).

Обозначения те же, что на рис. 4.

С увеличением мощности света в отсутствие CO_2 до 250 вт/м^2 бутонизация абиссинской капусты задерживается гораздо больше, чем при воздействии темнотой. При высокой мощности света лист выделяет в безуглекислотную атмосферу лишь небольшое количество углекислоты (0.2—0.3 CO_2/дм^2·час). По-видимому, темновое дыхание с повышением освещенности подавляется, но в отсутствие фотосинтеза усиливается фотоокисление, которое увеличивает подавление актиноритмической реакции, истощая растения и в ряде случаев приводя их к гибели.

При чередовании небольших равновеликих интервалов света и темноты также можно регулировать рост и развитие растений в зависимости от длительности световых и темновых периодов. Есть указания на то, что этот эффект обусловлен изменением фотосинтетической деятельности (Рабинович, 1959). В наших опытах одновременно изучались репродуктивное развитие абиссинской капусты и ее фотосинтез при чередовании равновеликих периодов света ламп накаливания и темноты длительностью 5—10—15—30—60—90—120—180 и 240 минут. Данные опытов продемонстрировали полный параллелизм скорости развития и продуктивности фотосинтеза на единицу площади листа (рис. 8). Самое быстрое развитие и самый высокий фотосинтез наблюдались при непрерывном освещении. Сокращение светового периода наполовину в связи с преры-

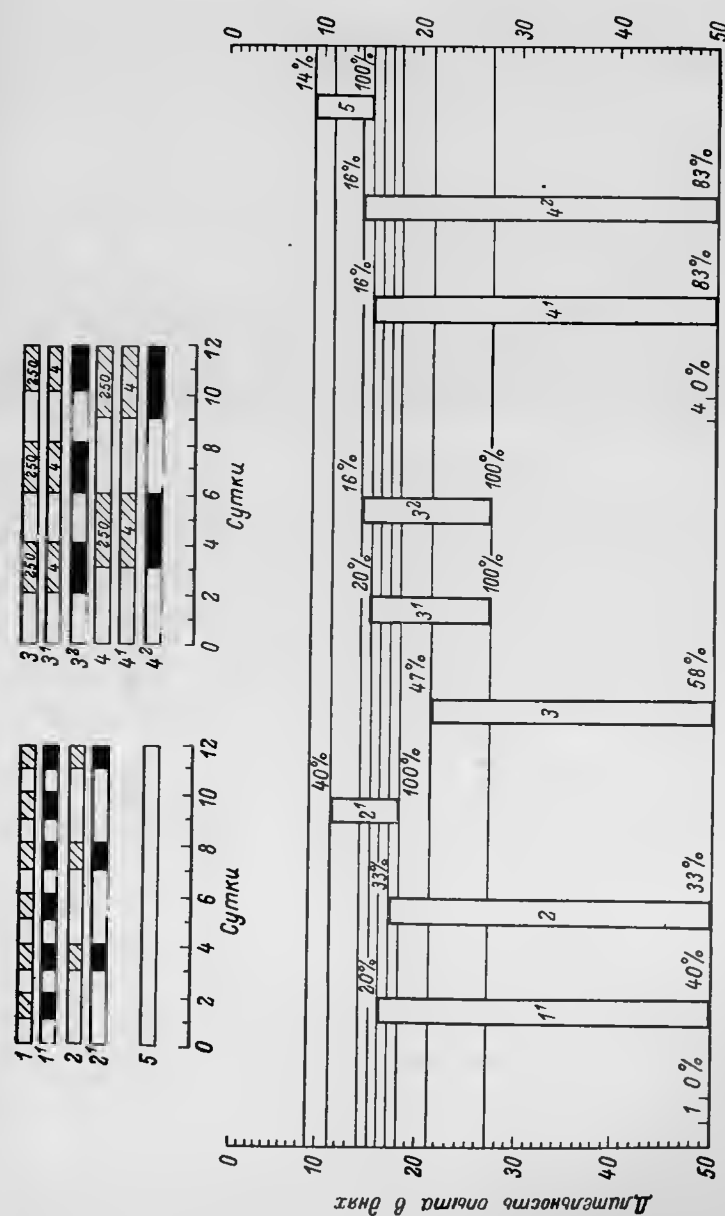


Рис. 7. Репродуктивное развитие *Brassica carinata* A. Braun при чередовании периодов света в обычной атмосфере с равновеликими периодами света в отсутствие CO_2 или с периодами темноты.

Цифры на полосах с двойной штриховкой обозначают мощность света ламп накаливания в данный период: 250 и 4 вт/м^2. Обозначения указаны в подписях к рис. 1.

вистым освещением замедляло развитие растений и сокращало фотосинтетическую деятельность, но в разной степени в зависимости от варианта опыта. Так, чередование света и темноты через каждые 5—15 минут лишь ненадолго задерживает бутонизацию, снижение суточной продуктивности фотосинтеза здесь выражено не столь сильно. При смене света и темноты через каждые 30—90 минут происходит самое значительное подавление развития и фотосинтеза. Дальнейшее увеличение чередующихся периодов света и темноты приводит к ускорению бутонизации и к интенсификации фотосинтеза.

Все материалы опытов с абиссинской капустой указывают на тесную связь ее репродуктивного развития с фотосинтезом, которая была обна-

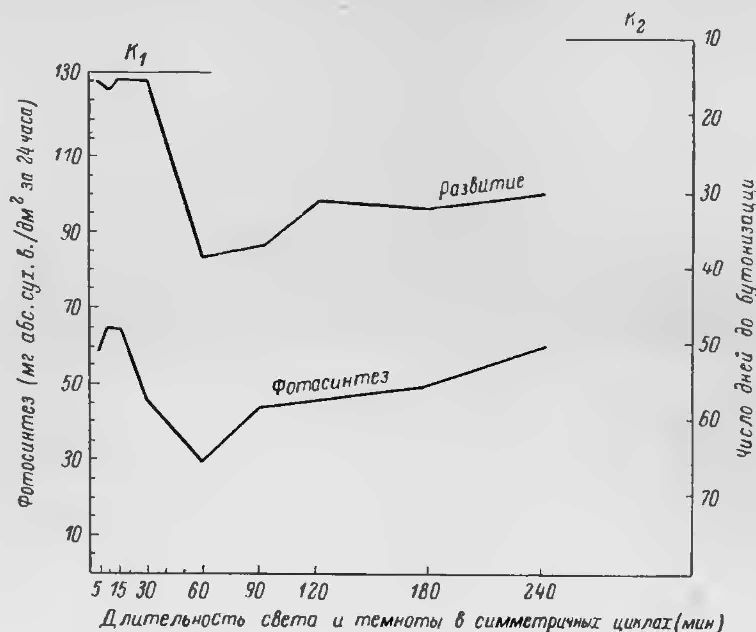


Рис. 8. Репродуктивное развитие и фотосинтез *Brassica carinata* A. Braun в условиях быстрой смены света и темноты (лампы накаливания).

K_1 — контроль для фотосинтеза, K_2 — контроль для развития.

ружена нами и в более ранних исследованиях (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1972, 1973; Одуманова-Дунаева, 1972). Фотосинтез бесспорно является одним из важнейших факторов актиноритмической реакции длиннодневных (никтофобных) растений.

Это обстоятельство приближает нас к выяснению причин, вызывающих быстрое развитие абиссинской капусты при непрерывном освещении лампами накаливания и определяющих отсутствие бутонизации в условиях люминесцентного освещения той же мощности. Эти источники света отличаются друг от друга прежде всего наличием дальней красной радиации в световом потоке ламп накаливания и почти полным ее отсутствием в излучении люминесцентных ламп. Необходимость дальнего красного света для репродуктивного развития никтофобных (длиннодневных) растений уже отмечалась рядом исследователей, которые затруднялись объяснить это уже известными свойствами фитохромной системы фотоморфогенеза (Friend и др., 1963; Evans и др., 1965). Одной из наиболее вероятных причин этого явления может быть характер фотосинтетической деятельности, изменяющейся под влиянием дальнего красного света в составе лучистого потока.

При люминесцентном освещении интенсивность фотосинтеза абиссинской капусты значительно меньше, чем на свету ламп накаливания (см. таблицу).

Фотосинтез (средние данные за период опыта) и репродуктивное развитие абиссинской капусты в условиях непрерывного освещения при использовании разных источников света

Источник света	Мощность излучения, вт/м²	Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2/дм² · час	Число дней до бутонизации
Лампы накаливания	25	1.6	15
Лампы люминесцентные ДС-40	25	0.35	∞

Эти изменения фотосинтеза могут оказывать влияние на репродуктивное развитие как непосредственно, так и через системы фотоморфогенеза. Взаимодействие двух фотоактивных систем — фотосинтеза и фитохрома — уже ранее подчеркивалось нами (Одуманова-Дунаева, 1972; Мошков, Одуманова-Дунаева, Хованская, 1973). Фотоактивная система красного—дальнего красного света может обратимо регулировать фотосинтез взрослого зеленого листа, обусловливая его интенсивность, а возможно, и направленность (Мошков, Одуманова-Дунаева, Хованская, 1973). С другой стороны, продукт фотохимической реакции фотосинтеза — восстановленный ферредоксин — является мощнейшим регулятором уровня активной формы фитохрома (Mumferd, Jenner, 1971).

Подводя общий итог проведенных исследований, мы можем сказать, что актиноритмическая реакция никтофильных и никтофобных растений теснее всего связана с фотосинтезом в период индукции. Важную роль играет фотосинтез и в период последействия, следующий за индукционным. Различия во взаимосвязи репродуктивного развития с фотосинтезом проявляются у растений разных актиноритмических групп главным образом в период, непосредственно предшествующий индукции благоприятным для репродуктивного развития световым режимом. В это время фотосинтез способствует дальнейшему развитию никтофобного растения — абиссинской капусты — и не нужен для развития никтофильного растения — периллы масличной. У периллы масличной потребность репродуктивного развития в фотосинтезе возникает лишь в индукционный период, переходный от морфологически выраженного вегетативного состояния в репродуктивное, и возрастает по мере пребывания в условиях короткодневного режима до определенного максимума. У абиссинской капусты зависимость развития от фотосинтеза наблюдается в течение всего онтогенеза.

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы.

1. Метод исключения фотосинтетической ассимиляции углекислоты в разные периоды онтогенеза никтофильных и никтофобных растений позволяет судить о значении фотосинтеза для актиноритмической реакции репродуктивного развития.

2. Зависимость репродуктивного развития никтофильного растения периллы масличной от фотосинтеза в разные периоды онтогенеза неодинакова. При непрерывном освещении в период роста, непосредственно предшествующим индукции короткодневным режимом, отсутствие фотосинтеза не только не замедляет актиноритмическую реакцию, но даже стимулирует ее. В индукционный период зависимость репродуктивного развития от фотосинтеза достигает максимума, а затем, в период последействия при непрерывном освещении, постепенно уменьшается.

3. Репродуктивное развитие никтофобного растения абиссинской капусты на протяжении всего периода онтогенеза вплоть до бутонизации находится в прямой зависимости от фотосинтеза. Наибольшее подавление развития наблюдается при исключении фотосинтеза в течение индукции непрерывным светом.

4. Максимальная зависимость репродуктивного развития никтофильных и никтофобных растений от фотосинтеза появляется задолго до обра-

зования генеративных органов, в период протекания физиолого-биохимических процессов, связанных с переходом от вегетативного состояния к репродуктивному. Лишь позднее эти процессы приводят к морфологическим изменениям, характерным для репродуктивной фазы, и к усилению фотосинтетической деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер О. А., М. Ф. Лилиенштерн, З. А. Чижевская. (1941). Сравнительное исследование энергии фотосинтеза у мужских и женских растений конопли. Тр. БИН АН СССР, сер IV, Экспер. бот., 5. — Глаголева Т. А., О. В. Заленский. (1966). О биоэнергетике ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa*. Бот. ж., 51, 12. — Глаголева Т. А., О. В. Заленский. (1971). Зависимость фотофосфорилирования интактных клеток *Chlorella pyrenoidosa* от интенсивности освещения и температуры. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Заленский О. В., Т. А. Глаголева, М. В. Чулановская. (1966). Влияние ингибиторов фотофосфорилирования на фотосинтез и метаболизм ассимилирующих клеток *Chlorella pyrenoidosa*. Бот. ж., 51, 12. — Катунский В. М. (1939). Об изменениях фотосинтетической деятельности растений в процессе их роста и развития в связи с проблемой углекислотного удобрения. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Мошков Б. С. (1950). Физиологическая природа фотопериодической реакции растений. Пробл. бот., 1. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1972). Различие световых процессов, нарушающих темновую фазу актиноритмической реакции никтофильных и никтофобных растений. ДАН СССР, 203, 3. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева. (1973). Влияние фотосинтеза на развитие периллы масличной и абиссинской капусты в условиях непрерывного освещения. Бот. ж., 58, 5. — Мошков Б. С., Г. А. Одуманова-Дунаева, Н. В. Хованская. (1973). Регулирование фотосинтеза кратковременным облучением дальним красным и красным светом. Докл. ВАСХНИЛ, 2. — Мошков Б. С., Н. И. Плотникова. (1968). Влияние спектра радиации на актиноритмическую реакцию периллы масличной в периоды выращивания и разрыва темновой фазы. Сб. трудов по агрономич. физике. Светофизиология растений, 15. — Мошков Б. С., М. В. Чулановская. (1962). Влияние спектрального состава света на фотопериодическую реакцию масличной периллы. Сб. трудов по агрономич. физике, 9. — Одуманова Г. А. (1959). Фотосинтез растений в условиях искусственного освещения и его связь с репродуктивным развитием. Автореф. дисс. Л. — Одуманова-Дунаева Г. А. (1972). О роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений. Бот. ж., 51, 1. — Петров В. Е., Н. А. Лосева. (1971). Скорость запасания энергии как интегральный показатель функционального состояния фотосинтезирующей клетки. В кн.: Биохимия и биофизика фотосинтеза. Иркутск. — Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, т. 3, гл. 34. — Селицкая И. В. (1969). Исследование фотопериодической реакции цветения периллы масличной. Автореф. дисс. Л. — Филиппова Л. А., О. В. Заленский. (1967). О внутриклеточной локализации органических веществ, образованных в процессе фотосинтеза и их участии в дыхании. Бот. ж., 52,8. — Хит О. (1972). Фотосинтез. Изд. «Мир». — Evans L. T., H. A. Borthwick, S. B. Hendricks. (1965). Inflorence initiation in *Lolium temulentum* L. Austral. J. Biol. Sci., 18, 3 : 745—762. — Friend D. J. C., J. E. Fisher, V. A. Helson. (1963). The effect of light intensity and temperature on floral initiation of Marquis wheat. Canad. J. Bot., 41, 12 : 1663—1674. — Hendricks S. B., H. A. Borthwick. (1965). The physiological functions on phytochrome. In: Chemistry and biochemistry of plant pigments. Ed. by Goodwin : 405—439. — Jackson W. A., R. J. Volk. (1970). Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol., 21 : 385—432. — Mumferd F. E., E. L. Jenner. (1971). Catalisis of the phytochrome dark reaction by reducing agents. Biochemistry, 10, 1 : 98—101. — Sawhney R., B. J. Cumming. (1971). Inhibition of flower development in *Chenopodium rubrum* by a photosynthetic inhibitor. Canad. J. Bot., 49, 12 : 2233—2237. — Tanner W. M., M. Loffler, O. Kandler. (1969). Cyclic photophosphorilation in vivo and its relation to photosynthetic CO_2-fixation. Plant Physiol., 44, 3 : 422—428.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 5 VI 1973.

SUMMARY

It has been shown that on the first stages of ontogenesis, followed by the induction period, the correlation between reproductive development and photosynthesis in short-day and long-day plants is different. In the short-day plant *Perilla ocymoides* L., during the vegetative growth prior to the induction period, under day's length excepting the reproductive development and without photosynthesis (without atmospheric carbon dioxide), the flowering photoperiodic reaction for some hours does not grow slower, moreover, it is even stimulated. The reproductive development of a long-day plant *Brassica carinata* A. Braun is closely connected with photosynthetic assimilation of CO_2 during the whole period of ontogeny up to the initiation of flowering.

The maximal dependence of reproductive development on photosynthetic CO_2 assimilation in both plant species was observed during the induction period. It considerably forestalls the beginning of reproduction phasa, when the intensity of photosynthesis is usually the highest.

УДК 576.35 : 576.3/4 : 581.483 : 582.579.2

И. Д. Соколов, А. П. Петров, Ю. П. Крамаренко

ДИНАМИКА КЛЕТКООБРАЗОВАНИЯ В ЭНДОСПЕРМЕ *IRIS PSEUDACORUS* L. И *I. PUMILA* L.

I. D. SOKOLOV, A. P. PETROV, YU. P. KRAMARENKO.
DYNAMICS OF CELL FORMATION IN THE ENDOSPERM OF *IRIS PSEUDACORUS* L. AND *I. PUMILA* L.

Излагаются результаты исследования динамики клеткообразования в эндосперме двух видов *Iris*. При изучении тотальных препаратов эндосперма на стадии интерфазы обнаружены случаи, когда в одном и том же эндосперме имеются свободноядерные и клеточные зоны. В непосредственной близости от клеточных зон, а в ряде случаев по всей свободноядерной средней части эндосперма в интерфазе и во время митозов бывают видны участки клеточных перегородок, заложившихся в предшествовавшем цикле делений. Наличие в одном и том же эндосперме свободноядерных и клеточных зон является результатом того, что заложившиеся в определенном цикле делений клеточные пластинки впоследствии исчезают в некоторых частях эндосперма; поэтому эндосперм в таких частях остается свободноядерным.

Эндосперм ирисов развивается по нуклеарному типу (Jungers, 1931; Enzenberg, 1961). Юнгерс (Jungers, 1931) показал, что в эндосперме *Iris pseudacorus* L. клеточные пластинки формируются фрагмопластами, закладывающимися между поздиетелофатическими ядрами, и в общих чертах описал соединение клеточных пластинок, приводящее к образованию клеток. На большинстве препаратов у *I. pseudacorus* L. и *I. pumila* L. весь эндосперм оказывается или свободноядерным, или клеточным. Однако нами обнаружены также случаи, когда в одном и том же эндосперме имеются свободноядерные и клеточные зоны. В настоящей работе дается описание этого явления и сделана попытка изучения его причин.

Материал и методика

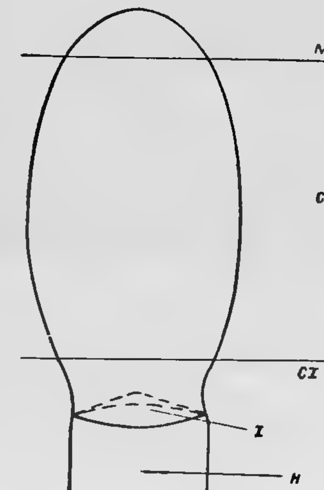
Материал был собран в Донецком ботаническом саду АН УССР. Семена различного возраста извлекали из завязей и фиксировали в смеси Навашина. Хранили семена в 70° спирте. Исследовали эндосперм на тотальных препаратах (Петрова, 1968). Окрашивали препараты гематоксилином Эрлиха. Полисахариды выявляли с помощью реакции ШИК. Микрофотографии сделаны с помощью микрофотонасадки МФН-12 на микроскопе Цейсс-Эрговал. Плотность расположения ядер в различных частях эндосперма оценивали количеством ядер на единицу площади и отношением площади оптического сечения ядер на микрофотографии к площади, занятой цитоплазмой. Вместо планиметрического определения площади ядер их контуры вырезали из фотобумаги, а затем производили взвешивание.

Результаты и обсуждение

Различий в развитии и динамике клеткообразования в эндосперме *I. pseudacorus* и *I. pumila* нами не обнаружено; поэтому в настоящей работе, ради краткости изложения, динамика клеткообразования в эндосперме у этих двух видов ириса описывается вместе.

На свободноядерной и клеточной стадиях развития эндосперма продольная микропилярно-халазальная ось его представляет собой прямую линию, т. е. микропиле и зародыш расположены как раз напротив халазы (см. рисунок). Для удобства последующего изложения мы подразделяем эндосперм на четыре части: микропилярную, среднюю, субхалазальную и халазальную (см. рисунок). По темпу развития, продолжительности свободноядерной стадии и форме эндосперм ирисов сходен с эндоспермом *Erythronium*, *Tulipa* и *Gagea*, подробно исследованных Т. Ф. Петровой (1968).

На свободноядерной стадии эндосперм ирисов представляет собой цитоплазматическую пленку неравной толщины, окружающую большую центральную вакуолю. Наиболее тонка пленка в средней части нэдосперма; в микропилярной, субхалазальной и халазальной частях она более толстая. Изменение толщины пленки происходит постепенно. Заметим, что выделение в эндосперме микропилярной, средней и субхалазальной частей является довольно условным. В основу этого подразделения положены два явления — более плотное расположение ядер в микропилярной и субхалазальной частях в сравнении со средней частью и бóльшая толщина эндоспермальной пленки в этих частях эндосперма. В целом эндосперм ирисов — фигура вращения; поперечные сечения его в любой части близки к кругу.



Схематическое изображение эндосперма и остатка нуцеллуса у *Iris pumila* L.

м, с, сх, х — соответственно микропилярная, средняя, субхалазальная и халазальная части эндосперма; *н* — остаток нуцеллуса.

К остатку нуцеллуса, представляющего собой как бы своеобразный постамент, эндосперм прикрепляется своей халазальной частью, причем ткань нуцеллуса в этом месте бывает немного выпуклой, наподобие бугорка (см. рисунок). Иногда подобное явление обнаруживается лишь в центральной области халазальной части эндосперма. В таком случае образуется как бы шипик, приподнимающий в этом месте пленку эндосперма, которая всегда копирует поверхность постамента.

В эндосперме исследованных видов ириса, как и у ряда других растений (Романов, 1944; Петрова, 1968; Соколов, 1968, 1972), наблюдаются возрастные изменения характера делений — синхронность делений на ранних стадиях сменяется волнами делений, а затем наступает их асинхронность. Во время клеткообразования митозы распространяются волнообразно. Всего нами исследовано несколько десятков волн делений. В 12 случаях (в 6 случаях у *I. pseudacorus* и в 6 — у *I. pumila*) направление движения волны можно было точно определить. Во всех этих случаях волна митозов перемещалась от микропиле к халазе. Однако у *I. pseudacorus* Юнгерс (1931) обычно находил волны, распространяющиеся от халазы к микропиле. Но к обсуждающемуся в данной работе вопросу — динамике клеткообразования — направление движения волны не имеет отношения, и на этом явлении нет необходимости подробно останавливаться.

К моменту клеткообразования ядра халазальной части делятся аномально, на что указывала также Энценберг (Enzenberg, 1961). Аномальность таких делений связана со слипанием хромосом; вследствие этого ко времени клеткообразования в центральном участке халазальной части эндосперма (практически всегда) и в ее периферическом участке

(часто) происходит образование реституционных ядер. Необходимо подчеркнуть в этой связи, что волна делений проходит через весь эндосперм, включая и зону аномальных делений. Иначе говоря, в исследованном нами материале первыми вступают в деление ядра эндосперма в районе зародыша, потом деления постепенно распространяются на среднюю часть, далее на субхалазальную, затем на периферический участок и, наконец, на центральный участок халазальной части эндосперма. Этот момент имеет важное значение в понимании процесса клеткообразования в эндосперме.

Столь же важны для понимания динамики клеткообразования следующие соображения. Известно, что в эндосперме клеточные пластинки образуются фрагмопластами (Jungers, 1931; Bajer, 1965; Mole-Bajer, 1965; Соколов, 1968). При этом, по нашим данным, полученным при исследовании эндосперма *I. pseudacorus* и *I. pumila* и согласующимся с данными Юнгерса (1931), фрагмопласты и клеточные пластинки начинают формироваться в поздней телофазе, в волне делений. На основании исследования клеток эндосперма in vitro сообщалось (Mole-Bajer, 1965), что иногда фрагмопласты могут формироваться между интерфазными ядрами. Однако при исследовании митоза на живом материале особенно трудно отличить позднюю телофазу от интерфазы, что подчеркнул, в частности, И. А. Алов (1972). Разногласия по поводу того, находятся ли в каждом конкретном случае ядра в поздней телофазе или в ранней интерфазе, не имеют принципиального значения. Принципиальным является следующее: если по окончании митоза в поздней телофазе—ранней интерфазе не начинается заложение фрагмопластов и образование ими клеточных пластинок, то в последующий период интерфазы оно никогда не происходит. В литературе нет убедительных данных о несоблюдении этой закономерности в обычных условиях развития эндосперма.

При изучении тотальных препаратов на стадии интерфазы обнаружены следующие случаи: 1) весь эндосперм — ценоцит, клеток нет; 2) клетки имеются в микропилярной и субхалазальной частях, тогда как в остальных частях эндосперм свободноядерный; 3) клетки имеются в микропилярной и субхалазальной частях, а также по периферии халазальной части, но отсутствуют в средней части и в центральном участке халазальной части эндосперма; 4) клеток нет только в центральном участке халазальной части; 5) весь эндосперм представляет собой одноклеточный слой, окружающий центральную вакуолю. Эти данные говорят о том, что не всегда свободноядерный эндосперм после прохождения какого-то очередного цикла делений становится клеточным во всех его частях; встречаются случаи, когда в одном и том же эндосперме в типичной интерфазе имеются свободноядерные и клеточные зоны.

Поскольку волны делений проходят через весь эндосперм, а клеточные пластинки закладываются только между позднетелофатическими ядрами в волне делений, для объяснения случаев наличия в одном и том же эндосперме свободноядерных и клеточных зон можно выдвинуть два предположения.

Первое предположение основывается на допущении, что клеточные пластинки могут заложиться, а потом исчезнуть, разрушиться. Динамика клеткообразования в таком случае представляется следующим образом. Несколько первых циклов делений (в данном случае, как показывают подсчеты количества ядер в свободноядерном эндосперме, не менее 10) не сопровождаются заложением клеточных пластинок и поэтому эндосперм остается свободноядерным. В последующих циклах делений клеточные пластинки закладываются во всех частях эндосперма, но вслед за их образованием везде исчезают, и тогда эндосперм остается свободноядерным, или исчезают лишь в некоторых частях эндосперма, тогда в последующей интерфазе в одних его частях будут видны клетки, тогда как в других частях он будет еще свободноядерным. В этой связи правдоподобно предположение, что клеточные пластинки исчезают тогда, когда их образование не завершается. В дальнейшем, после прохождения какой-то очередной волны делений, заложившиеся клеточные пластинки сохраняются во всех частях эндосперма и последний становится клеточным.

Второе предположение сводится к тому, что в каком-то определенном цикле при прохождении волны делений в одних частях эндосперма клеточные пластинки закладываются, а в других — не закладываются. После прохождения такой волны одни участки эндосперма будут состоять из клеток, тогда как другие останутся в свободноядерном состоянии. В последующих циклах делений клетки образуются во всех участках эндосперма, в результате чего весь эндосперм становится клеточным.

Полученные нами данные говорят в пользу первого предположения. Прежде всего оказалось, что случаи заложения и последующего исчезновения клеточных пластинок встречаются часто. Не останавливаясь подробно на этом вопросе, отметим лишь некоторые важные моменты. В ряде случаев образуются и потом полностью исчезают клеточные пластинки между сестринскими телофатическими ядрами, а клеточные пластинки между несестринскими телофатическими ядрами вообще не закладываются. В других случаях клеткообразование заходит дальше — формируются клеточные пластинки и между сестринскими, и между многими несестринскими телофатическими ядрами. При этом образуются полностью отграниченные клетки, но и в этом случае образовавшиеся пластинки могут впоследствии полностью или частично исчезнуть.

На табл. I (*1—7*, см. вклейку) представлены микрофотографии различных участков одного и того же эндосперма, через который в направлении от микропиле к халазе проходит волна делений. Порядок нумерации рисунков отражает очередность расположения участков в направлении от микропиле к халазе. При приготовлении препарата микропилярная часть эндосперма была потеряна, что, впрочем, не мешает сделать вполне определенные выводы.

Фиг. *1—4* табл. I представляют собой микрофотографии отдельных участков средней части эндосперма, фиг. *5* — микрофотография участка эндосперма в районе перехода средней части эндосперма в субхалазальную, фиг. *6* — микрофотография субхалазальной части, фиг. *7* — микрофотография халазальной части, причем ее верхняя часть, где ядра мельче, но более интенсивно окрашены, представляет собой фрагмент периферического участка халазальной части, в то время как нижняя часть — фрагмент центрального участка халазальной части. В средней части эндосперма обнаруживаются все фазы митоза — от поздней телофазы в верхнем участке средней части эндосперма (табл. I, *1*) до поздней профазы в нижнем участке средней части эндосперма (табл. I, *4*). В переходной зоне между средней и субхалазальной частями эндосперма (табл. I, *5*) и в субхалазальной части (табл. I, *6*) ядра находятся в профазе. В халазальной части светло окрашенные ядра центрального участка находятся еще в интерфазном состоянии (табл. I, *7*).[1]

В этом эндосперме в субхалазальной части и в периферическом участке халазальной части видны клетки, которые образовались в предшествовавшем цикле делений (табл. I, *6*, *7*). Этот вывод связан с тем, что клетки видны в волне делений в зоне профатических ядер (субхалазальная часть), т. е. на такой стадии митоза, на которой заложения клеточных пластинок не происходит. Кроме того, клеточные перегородки имеют вид типичных «старых» перегородок. На препарате видны щелевидные неокрашенные пространства между смежными клетками, появление которых связано со сжатием протопластов под действием фиксатора; сами же клеточные перегородки слабо окрашиваются и обычно почти не видны (табл. I, *6*). В отличие от старых перегородок вновь заложившиеся клеточные пластинки интенсивно окрашиваются гематоксилином, а протопласты, как правило, не отстают от них при фиксации (табл. II, *2*, см. вклейку). Эти различия

[1] Состояние мелких интенсивно окрашенных ядер периферического участка халазальной части здесь не будет обсуждаться, поскольку этот вопрос связан с характером аномальных делений и требует специального рассмотрения.

вновь заложившихся клеточных пластинок и старых клеточных перегородок не раз обсуждались в литературе по цитологии растений. Первым исследователем, довольно подробно описавшим их в эндосперме цветковых растений, был Юнгерс (1931).

В волне делений, которая в данный момент проходит через эндосперм, между позднетелофатическими ядрами закладываются клеточные пластинки, однако и в этой волне они подвергаются разрушению. Это ясно из фиг. *1* табл. I, где изображен один из участков средней части эндосперма. Необходимо подчеркнуть, что здесь мы имеем дело именно с заложением и последующим исчезновением клеточных пластинок, а не с явлением, когда пластинки еще не успели полностью заложиться. Дело в том, что, по данным Юнгерса (1931) и нашим данным, при клеткообразовании всегда вначале закладываются сильно окрашивающиеся гематоксилином Эрлиха клеточные пластинки между сестринскими телофатическими ядрами, а пластинки между несестринскими ядрами начинают закладываться от уже имеющихся пластинок. Поэтому картины, подобные изображенным на табл. I, *1*, где в некоторых местах видны пластинки между несестринскими ядрами, часто без связи с пластинками между сестринскими ядрами, говорят о том, что они уже частично разрушились. Во многих местах клеточные пластинки четко не видны и в ряде случаев имеют разрывы. Это свидетельствует, по-видимому, также об их разрушении.

В связи с этим надо сделать вывод, что для полного клеткообразования в этом эндосперме недостаточно не только одного, но даже двух циклов делений. Действительно, после предшествовавшего данной волне цикла клетки видны лишь в некоторых частях эндосперма (табл. I, *1*—*7*). В этом цикле делений, распространяющихся волнообразно, в средней части эндосперма происходит разрушение закладывающихся клеточных пластинок. Это значит, что и после данного цикла делений в средней части эндосперма полностью сформированных клеток еще не будет. Следовательно, в рассматриваемом случае необходимы минимум три цикла делений, чтобы весь эндосперм стал клеточным.

Таким образом, судьба заложившихся в волне делений клеточных пластинок может быть различной. Они могут сохраниться, и тогда в последующей интерфазе и в следующем цикле делений в этой зоне видны клетки, или исчезнуть в одном или нескольких участках, тогда эндосперм в этих местах остается свободноядерным. Кроме того, встречаются промежуточные случаи, когда клеточные пластинки исчезают частично. В таком случае в последующей интерфазе и в очередном цикле делений в этой зоне эндосперма видны сохранившиеся участки перегородок и щелевидные пространства, в которых они находятся. Они встречаются в непосредственной близости от клеточных зон, а в ряде случаев по всей свободноядерной средней части эндосперма (табл. II, *1*, *2*). На табл. II, *1* представлена часть волны делений, проходящей через участок эндосперма, в котором видны щелевидные пространства вокруг перегородок, заложившихся в предшествовавшем цикле делений. На табл. II, *2* представлена часть той же волны делений в зоне поздних телофаз. Здесь также видны щелевидные пространства и перегородки, заложившиеся в предшествовавшем цикле делений, и даже одна полностью отграниченная клетка.

Другое явление, которое может объяснить одновременное наличие в некоторых эндоспермах свободноядерных и клеточных зон, — это формирование в волне делений клеточных пластинок только в некоторых частях эндосперма; однако это явление или вообще не играет роли, или его роль мала. В эндосперме исследованных видов ириса мы не нашли картин, которые могли бы служить доказательством того, что подобное явление имеет место. Убедительным доказательством такого явления могла бы быть следующая картина: в волне делений в зоне телофаз нет следов заложения клеточных пластинок, тогда как в зоне раннеинтерфазных ядер, через которую уже прошла волна делений, клетки видны. Такие картины нами не найдены. Кроме того, практически во всех случаях, когда в одном эндосперме есть и свободноядерные, и клеточные зоны, во всей свободноядерной зоне средней части эндосперма или только в непосредственной близости от клеточных зон в интерфазе и в следующем цикле делений бывают видны отдельные участки клеточных перегородок (табл. II, *1*, *2*). Эти данные указывают на то, что в исследованных нами случаях причиной обнаружения эндоспермов, имеющих свободноядерные и клеточные зоны, является разрушение заложившихся клеточных пластинок.

В связи с явлением заложения и последующего исчезновения клеточных пластинок было бы интересно определить их химический состав. При использовании для этой цели реакции ШИК мы пока не получили ясных результатов. Это связано с тем, что эндосперм на интересующих нас стадиях развития извлекается из семени обычно вместе с пленкой, представляющей собой остаток внутреннего интегумента. Гематоксилином Эрлиха эта пленка окрашивается слабо и не мешает исследованию, но она дает интенсивную реакцию ШИК, что сильно затрудняет изучение степени окрашиваемости клеточных пластинок.

Нет сомнения, что клетки образуются и в халазальной части эндосперма (табл. I, *7*, *8*; II, *3*), не вызывает сомнения и то, что клеточные пластинки закладываются от периферии к центру халазальной части; но для решения вопроса, каким образом образуются клетки в этой части эндосперма, пока нет достаточных данных. Однако очевидно, что процесс образования клеточных пластинок в халазальной части эндосперма, особенно в ее центральном участке, имеет специфические особенности. Это связано с тем, что во всех частях эндосперма, за исключением халазальной части, митотические деления в большинстве случаев приводят к образованию из каждого ядра двух сестринских телофатических ядер; между ними в период клеткообразования образуются фрагмопласты, а в экваториальной плоскости фрагмопластов — первичные клеточные пластинки. Клеточные пластинки между несестринскими телофатическими ядрами, как уже указывалось, образуются от ранее заложившихся первичных пластинок. Ко времени клеткообразования в центральном участке халазальной части имеются крупные полиплоидные ядра более или менее неправильной формы (табл. I, *7*, *8*; II, *3*). Они образуются в результате того, что не только ко времени клеткообразования, но и в ряде предшествовавших циклов делений митозы в этом участке эндосперма сопровождаются сильным слипанием хромосом и сильным нарушением митотического веретена; поэтому подобные аномальные деления заканчиваются образованием реституционных ядер. Очевидно, в таких случаях говорить о сестринских и несестринских ядрах в обычном смысле слова нельзя. Вопрос об образовании клеточных пластинок между реституционными ядрами пока не ясен.

Закладывающиеся в определенном цикле делений клеточные пластинки сохраняются вначале только в субхалазальной и микропилярной частях, тогда как в средней части они исчезают, т. е. клеточные пластинки сохраняются там, где ядра расположены более плотно. Подсчеты показывают, что плотность расположения ядер, оцениваемая их количеством на единицу площади, ко времени клеткообразования в средней части эндосперма в 2—2.3 раза меньше, чем в субхалазальной части и примерно в 1.5 раза меньше, чем в микропилярной. Если оценивать плотность расположения ядер отношением площади оптического сечения ядер к площади цитоплазмы (которое является определенным указанием на величину ядерно-плазменного отношения), то получаются сходные результаты: плотность расположения ядер в средней части в 1.3—2.1 раза меньше, чем в субхалазальной части, и приблизительно в 1.5 раза меньше, чем в микропилярной. Однако при учете халазальной части между этими двумя оценками плотности ядер подобного соответствия не наблюдается. В то время как плотность расположения ядер, оцениваемая их количеством на единицу площади, в халазальной части в 1.3—1.8 раза меньше, чем в субхалазальной, плотности расположения ядер, определя-

емые по отношению площади ядер к площади цитоплазмы, в субхалазальной и халазальной частях примерно равны. Расхождение в оценках плотности ядер связано с тем, что реституционные ядра халазальной части, особенно ее центрального участка, как правило, значительно крупнее ядер остальной части эндосперма. В тех случаях, когда ядра явно различаются по величине, для характеристики плотности их расположения более подходящей оценкой, очевидно, будет отношение площади оптического сечения ядер к площади цитоплазмы.

ЛИТЕРАТУРА

А л о в И. А. (1972). Цитофизиология и патология митоза. — П е т р о в а Т. Ф. (1968). Цитоэмбриологическое исследование *Lilioideae*. Автореф. дисс. — Р о м а н о в И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Автореф. дисс. — С о к о л о в И. Д. (1968). Цитоэмбриологическое исследование культурных видов лука (*Allium cepa* L., *A. porrum* L. и *A. fistulosum* L.). Автореф. дисс. — С о к о л о в И. Д. (1972). Об изменении порядка митотических делений при развитии эндосперма. Цитология и генетика, 6, 5 : 451—454. — B a j e r A. (1965). Cine micrographic analysis of cell plate formation in endosperm. Exptl. Cell. Research, 37 : 376—398. — E n z e n b e r g U. (1961). Beiträge aur Karyologie des Endosperms. Osterreich. Bot. Zeitschr., 108, 3 : 245—285. — J u n g e r s V. (1931). Figures caryocinetiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'*Iris*. Cellule, 40, 3 : 291—354. — M o l e - B a j e r J. (1965). Telophase segregation of chromosomes and amitosis. Cell Biology, 25, 1, 2 : 79—93.

Донецкий
государственный университет.

Получено 29 V 1974.

SUMMARY

The endosperm of *Iris pseudacorus* L. and *I. pumila* L. was found to have the cases when the same endosperm has both freenuclei and cell zones.

Such cases are the result of the fact that cell plates laid in the definite cycle of divisions are destroyed in some parts of the endosperm; that is why the endosperm remains freenuclei in these parts.

УДК 581.9 : 581.524.4 (571.651)

А. Е. Катенин

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ЧУКОТКЕ

I. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ АМГУЭМЫ

A. E. K A T E N I N. GEOBOTANICAL EXPLORATIONS ON CHUKOTKA.
I. VEGETATION OF THE MIDDLE REACHES OF THE RIVER AMGUEMA

Описаны физико-географические условия, флора, растительность и структура растительного покрова ключевого участка в западной части Чукотского полуострова. Представление о гипоарктическом характере флоры этого района подтверждено данными о составе ведущих семейств и списками наиболее распространенных и активных видов. Исследованный участок отнесен к южному варианту подзоны северных гипоарктических тундр. Отмечен ряд сообществ, характерных для континентальных районов и для южной подзоны гипоарктических тундр. Приводится мелкомасштабная карта участка, на которой показаны сочетания и комплексы сообществ. Описаны типы сочетаний, их строение и состав.

Программа изучения растительности Чукотки сотрудниками лаборатории Крайнего Севера Ботанического института АН СССР предусматривает создание нескольких односезонных полустационаров в тундровой части Чукотского национального округа. Их задачей является изучение флоры, описание растительности и составление крупномасштабной карты растительности территории этих полустационаров.

Работа по программе односезонных полустационаров была начата в 1970 г. в пункте, расположенном в среднем течении р. Амгуэмы, в 90 км к северу от Полярного круга и равноудаленного от акваторий Тихого и Северного Ледовитого океанов. Он входит в ряд, состоящий из четырех пунктов и пересекающий Чукотский полуостров с юга на север по линии зал. Креста — устье р. Амгуэмы (рис. 1).

Участок, обследованный в 1970 г., расположен на правом берегу р. Амгуэмы у юго-западной окраины низкогорного массива высотой около 600 м. На 30—40 км к югу от этого массива, вплоть до хр. Искатень, простирается заболоченная равнина, пересекаемая притоками р. Амгуэмы.

Обследованный участок включает юго-западный отрог низкогорного массива — гору Наунэсон высотой немногим больше 300 м, часть всхолмленной равнины, возвышающейся над уровнем р. Амгуэмы на 15—20 м и являющейся ее второй надпойменной террасой, и заболоченную низину, возвышающуюся над рекой на 1—2 м и являющуюся первой надпойменной террасой. По территории стационара помимо р. Амгуэмы протекают впадающие в нее р. Лунная и два ручья.

Гора Наунэсон, сложенная глинистыми сланцами, имеет плоскую вершину, пологий склон к востоку и довольно крутые склоны (до 45°) к северу, западу и югу. Верхние части склонов представляют щебнистые осыпи. Ниже склоны террасированы, с уступами до 5 м высоты и слабо наклоненной поверхностью 20—50 м ширины. У подножия горы четко выражен нивальный уступ, ниже которого до поверхности всхолмленной равнины идет пологий (наклон менее 30°) заболоченный шлейф.

Вторая надпойменная терраса сложена аллювиальными межледниковыми отложениями — суглинками и песками с галькой. Под ними залегают глинистые сланцы, местами вскрываемые р. Лунной. Терраса расчленена понижениями на плосковершинные холмы, которые то полого, то круто спускаются к рекам и заболоченной низине. На склонах холмов возвышаются сложенные галькой с песком бугры, крутизна склонов которых увеличена нивальными уступами. На холмах, прорывая аллювиальные отложения и глинистые сланцы, выходят на поверхность интрузии липаритов, туфолав и диабазов. Они образуют небольшие (30—50 м в длину), поднимающиеся над холмами на 5—10 м конические бугры. Порода на их вершинах сильно разрушена, а склоны представляют щебнистые осыпи.

На первой надпойменной террасе, сложенной межледниковыми аллювиальными отложениями, расположены крупные озера и полигонально-валиковые болота.

В русле р. Амгуэмы на изученной территории расположено несколько островов с высокими заболоченными и низкими песчаными или заиленными частями. Река Лунная в нижнем течении сильно врезана в аллювиальные отложения и подстилающие их сланцы и течет в крутых берегах до 5 м высоты. Здесь небольшие полосы галечника оголяются вдоль берегов лишь в наиболее сухое время года. В среднем течении по ее берегам местами выражены узкие участки поймы. Выше по течению река образует меандры, а долина ее расширяется до нескольких сотен метров. Ручьи имеют заболоченные и закустаренные долины, постепенно переходящие в окружающие болота.



Рис. 1. Места и годы работы геоботанических полустационаров Ботанического института АН СССР.

1 — среднее течение р. Амгуэмы, 1970; 2 — перевал хр. Искатень, 1971; 3 — окрестности пос. Конергино, 1972; 4 — низовье р. Амгуэмы, 1973.

Вся территория стационара разделена на следующие геоморфологические участки: 1) гора Наунэсон с плато и склонами, 2) шлейф, 3) всхолмленная равнина с отдельными буграми-интрузиями и галечными буграми, 4) заболоченная низина, 5) долины рек и ручьев, 6) участок с несколькими выходами туфолав и диабазов, расположенный на берегу р. Лунной, под южным склоном г. Наунэсон. При анализе материала и изложении результатов мы будем придерживаться этого деления территории.

Для характеристики климата использованы данные метеостанции пос. Амгуэма, расположенного в 24 км к югу от пункта работы (Клюкин, 1960). Климат района работы суровый, континентальный. Среднегодовая температура —11.9°, среднемесячные температуры июня +4.8°, июля +9.8°, августа +7.4°, а января —30.6°. Число дней со снежным покровом равно 240, средняя дата установления снежного покрова 7 X, средняя дата его схода — 5 VI. Среднегодовое количество осадков 422 мм, из них 241 мм выпадает в виде снега и 181 мм — в виде дождя. В течение года преобладают ветры ЮЗ румбов, второе место по частоте занимают ветры СВ румбов. При южных и юго-западных ветрах держится безоблачная погода. Северный и северо-восточный ветры приносят летом туманы, облачность с затяжными дождями и снегом.

Почвы района нами не изучались и в литературе о них данных нет. Общую картину распределения почв в пределах района можно обрисовать,

используя описание почв севера Дальнего Востока (Таргульян и др., 1970). В районе преобладают почвообразующие породы кислого состава, и лишь в восточной его части глинистые сланцы несколько обогащены карбонатами. На горе Наунэсон и ее склонах почвы примитивные горно-арктические и горно-тундровые, а на плато встречаются тундровые гомогенно-глеевые и глее-дифференцированные почвы. На шлейфе распространены гомогенно-глеевые почвы с торфяным горизонтом 20—40 см и торфяные почвы. На всхолмленной равнине преобладают гомогенно-глеевые почвы. На галечных буграх и выходах эффузивов на равнине возможны небольшие участки подбуров, а по периферии бугров — глее-дифференцированные почвы. На заболоченной низине представлены торфяные почвы с торфяным горизонтом более 50 см. В долине рек образуются пойменные почвы, а на высоких островах на р. Амгуэме — пойменно-болотные почвы.

О распределении снега мы судим по наблюдениям, сделанным поздней весной. и по сообщениям местных жителей. В целом снег залегает неравномерно. Отдельные участки на вершине горы остаются оголенными зимой, а снесенный оттуда снег откладывается на склонах и на шлейфе. Наиболее мощные скопления снега, стаивающие в конце июля, приурочены в горах и на равнине к склонам южной и юго-западной экспозиций. В местах долгого лежания снега, на склонах горы и холмов, образуются довольно высокие нивальные уступы. На равнине тонкий, рано стаивающий весной снежный покров, приурочен к вершинам выходов эффузивов или галечных бугров. Менее глубокий снежный покров, вероятно, лежит на высоких гривах шлейфа и на сильно приподнятых полигонах заболоченной низины. Большая же часть шлейфа и заболоченной низины, а также речные долины покрыты зимой достаточно мощным слоем снега.

Вершина горы и ее склоны хорошо дренированы, здесь расположены наиболее сухие местообитания. На низкой восточной части плато есть небольшое болото. Поверхность шлейфа — области стока воды с горы — изрезана ложбинами, причем как ложбины, так и гривы между ними сильно заболочены. Вода, стекающая по шлейфу с западных склонов горы, вызывает образование болота у ее подножия. Равнина увлажнена и заболочена слабее, чем шлейф. В понижениях между холмами располагаются небольшие озера и болота. На холмах заболочены лишь приподнятые центральные и пониженные пограничные с болотами части. Бугры, образованные эффузивами или галькой, хорошо дренированы и по условиям увлажнения сходны с местообитаниями на склонах горы. Места скопления снега у подножия холмов, в отличие от аналогичных местообитаний на склоне горы, обильно увлажнены и заболочены. Наиболее заболочена первая надпойменная терраса: вода в озерах стоит вровень с берегами, долины ручьев заболочены, пониженные части полигонов и трещины между ними, как правило, заполнены водой.

Вечная мерзлота присутствует на всей исследованной территории, за исключением большей части долины р. Амгуэмы. Наименьшее протаивание мерзлоты (15—20 см) было отмечено на высоких гривах шлейфа. На бровках болотных полигонов мерзлота залегает на глубине 30—40 см, а на залитых водой днищах — на глубине 50 см от поверхности воды. В умеренно увлажненных ложбинах на шлейфе мерзлота залегает под слабо разложившимся сфагнумом. В верхних частях ложбин иногда образуются мерзлотные бугры пучения 1.5—2 м высоты и до 10 м в поперечнике. На гривах под слоем торфа обнаружен лед.

В районе стационара часто встречаются мерзлотные формы рельефа, вызывающие мозаичность сообществ и комплексность покрова.

П о л и г о н а л ь н о - в а л и к о в ы й   р е л ь е ф развит на заболоченной низине, на небольших болотах на шлейфе, на плоских вершинах и низких частях холмов, а также на высоких частях островов в пойме р. Амгуэмы. В постоянно увлажненных местах образуются плоские полигоны с низкими валиками и залитыми водой днищами, представляющие

обширные мелководные бассейны. В местах, где есть отток воды, в результате размывания трещин и вытаивания из них льда полигоны превращаются в плосковершинные бугры.

Пятна пучения характерны для умеренно увлажненных, ровных или слабо наклоненных мест с мелкоземистым грунтом. Они образуются в ложбинах стока на плато и на гривах шлейфа с пушицевыми кочкарниками. Пятна сильно разложившегося торфа, аналогичные суглинистым, встречаются на буграх дренированной полигональной системы.

Солифлюкционные терраски образуются на крутых (30—40°) склонах около мест скопления снега: на крутых западных склонах горы с рано стаивающим снегом, на гривках в верхней части шлейфа и в ложбинах на плато горы.

Плоскобугорковый рельеф с округлыми в плане бугорками (20—30 см высоты, до 1 м в диаметре) и узкими ложбинами между ними образуется на ровных участках со щебнистым грунтом на вершине горы, на всхолмленной равнине и около выходов эффузивов. Бугорки и ложбинки создают сетчато-ячеистую структуру, в которой ложбинки образуют «сеть» и ее «узлы», а бугорки заполняют «ячеи» сети.

Бугорково-ямный рельеф образуется под уступами террас на ложах снежников, в местах со щебнистым или галечным субстратом, почти лишенным мелкозема. Плосковершинные бугры чередуются с похожими на ямы понижениями, не соединенными друг с другом и не образующими сети.

Гривково-ложбинный рельеф, связанный переходами с бугорково-ямным, развивается ниже снежников на равнине и на склонах горы. Плоские гривки до 80 см шириной чередуются с плоскодонными ложбинками 50—70 см ширины, вытянутыми вниз по склону.

Согласно Б. А. Юрцеву (1973), район стационара находится в пределах южного (основного) варианта подзоны северных гипоарктических тундр. Юрцев относит этот пункт к району с повышенной континентальностью климата. Согласно флористическому районированию (Юрцев, 1973), стационар расположен в пределах Приамгуэмского (переходного) округа Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции.

Список сосудистых растений изученной территории содержит немногим более 250 видов. По составу флору можно определить как гипоарктическую, обогащенную арктоальпийскими и арктическими видами, многие из которых приурочены исключительно к горным элементам ландшафта (гора или выходы эффузивов). По количеству видов она беднее флор пунктов, расположенных южнее — в пределах хр. Искатень, и севернее — в районе 159—174 км трассы. Следующие 10 семейств представлены в этом районе наибольшим числом видов: злаки (33 вида), гвоздичные (20), осоковые (19), сложноцветные (17), крестоцветные (16), ивовые (16), камнеломковые (14), розоцветные (14), лютиковые (12), норичниковые (10).

Сведения о частоте встречаемости и активности видов получены на основании анализа почти 600 геоботанических описаний. Встречаемость определялась отношением числа описаний, в которых вид присутствует, к общему числу описаний, выраженным в процентах (указано в скобках после названия вида). Ниже приведены 10 наиболее часто встречающихся видов: *Betula exilis*[1] (82%), *Ledum decumbens* (71), *Salix pulchra* (70), *Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum* (69), *V. vitis-idaea* var. *minus* (68), *Cassiope tetragona* (58), *Carex lugens* (54), *Arctagrostis* spp. (51), *Eriophorum vaginatum* (46), *Calamagrostis holmii* (44).

Юрцев (1968 : 91—93) считает виды активными, если они распространены в ландшафтном районе повсеместно и равномерно, постоянно встречаются в одних и тех же местообитаниях и имеют высокую численность в основных экотопах района. Однако он не приводит цифровых данных для оценки степени активности вида. Мы, используя данные геоботанических описаний, приводим количественные оценки только двух из трех показателей — встречаемости в пределах района и проективного покрытия видов в описаниях. Л. И. Малышев (1973), используя формулу для вычисления балла активности, оценивает ее тоже двумя показателями — встречаемостью и обилием видов. Активность вида мы определяли путем суммирования произведений значений проективного покрытия вида на число описаний, в которых вид имеет это значение покрытия. Приводим 10 наиболее активных видов, расположенных в порядке убывания активности: *Betula exilis*, *Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex stans*, *C. lugens*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*, *Eriophorum angustifolium*. Несмотря на то что списки наиболее часто встречающихся и наиболее активных видов не совпадают полностью, из них ясно, что наиболее часто встречаются и наиболее активны гипоарктические виды кустарников, кустарничков, осок и пушиц.

Уже при первом знакомстве с районом работы заметен резкий контраст растительности равнины и горы. На равнине преобладают кочкарно-пушицевые и осоковые тундры, осоковые болота, а из кустарничковых сообществ — тундры, образованные гипоарктическими видами. Здесь также встречаются кустарниковые ивовые и ерниковые сообщества. На плато и склонах горы преобладают различные варианты кустарничковых тундр (в том числе дриадовые и ивковые), много кустарничково-осоковых (с *Carex lugens*) тундр, есть куртинные кустарничковые и эпилитнолишайниковые группировки. Однако различие растительности горы и равнины нельзя объяснить проявлением поясности. Вероятно, оно является следствием различий в свойствах грунтов, в характере увлажнения и дренированности почвы и в заснеженности зимой. Так, на плоских уступах террасированных склонов и на плато встречаются кочкарные пушицевые тундры и болотные сообщества, аналогичные сообществам на равнине. В то же время на выходах эффузивов и на галечных буграх на равнине развиты кустарничковые, в том числе и дриадовые тундры, сходные с кустарничковыми сообществами на горе. Выходы эффузивов по характеру растительности являются как бы горами в миниатюре.

Наиболее распространенными группировками на исследованной территории являются кочкарнопушицевые тундры с господством *Eriophorum vaginatum*, представленные большим количеством ассоциаций и приуроченные к плоским и слабо наклоненным участкам с суглинистыми грунтами. Они встречаются на плато горы, на уступах ее пологих склонов, по гривам на шлейфе; очень обычны на равнине и реже образуются на валиках полигонально-валиковых болот.

Широко распространены кустарничковые тундры, которые разделяются на несколько монодоминантных формаций: дриадовую, кассиоповую, голубичную и багульниковую. Наряду с ними часто встречаются кустарничковые сообщества, в которых согосподствуют несколько видов кустарничков. Кустарничковые формации приурочены к различным типам местообитаний. Дриадовые сообщества, например, характерны для малоснежных щебнистых хорошо дренированных мест, кассиоповые — для сильно заснеженных, но хорошо дренированных мест с каменистым субстратом, голубичные — для хорошо заснеженных и умеренно увлажненных местообитаний с мелкоземистым субстратом, а багульниковые сообщества встречаются на умеренно заснеженных местах с торфяными почвами.

Довольно широко распространены на слегка щебнистых и хорошо дренированных субстратах пятнистые осоковые и кустарничково-осоковые тундры с доминированием *Carex lugens*. Они занимают местообитания переходного характера между местообитаниями кочкарнопушицевых и кустарничковых тундр. Осоковые сообщества обычны на вершине горы, в верхних частях шлейфа и на повышениях холмов на равнине.

Ерниковые группировки встречаются не очень часто, несмотря на то что березка *Betula exilis* является наиболее активным видом в исследованном районе. Эти сообщества приурочены к умеренно заснеженным сухим или слабо заболоченным местам с торфяными почвами на гривах в ниж-

[1] Названия видов приводятся по «Арктической флоре СССР».

ней части шлейфа (высота березки 10—40 см) и на высоких валиках полигонов на заболоченной низине (высота березки 50 см).

Ивняки из *Salix pulchra* приурочены к заснеженным местам с проточным увлажнением. В ложбинах нижней части шлейфа эти сообщества бывают заболочены (высота ивы 30—80 см). На южном склоне горы образуются осоково-разнотравные ивняки 80—150 см высоты. Эта ива господствует также в пойменных зарослях высотой 40—150 см по берегам р. Лунной и на островах р. Амгуэмы.

Сообщества *Salix krylovii* с четко выраженными двумя ярусами (ива образует верхний — 80—100 см высоты) встречаются редко и только в долинах рек. Разреженные группировки этого вида ивы высотой 30—50 см приурочены к местам долгого лежания снега на склонах холмов. Разреженные нивальные и заболоченные ивовые сообщества образует также *Salix pulchra* (высота кустов 20—80 см). Разреженные ивняки являются переходными группировками от кустарниковых сообществ к нивальным тундрам и болотам.

К нивальным группировкам относятся различные по составу и структуре сообщества. Разнотравно-осоковые луговины с *Carex membranacea* занимают поляны в редких ивняках на южном склоне горы. Разнотравно-мохово-лишайниковые сообщества, куртинные или пятнистые, с *Oxyria digyna*, *Koenigia islandica*, *Rumex arcticus*, *Phippsia algida*, *Cetraria islandica* приурочены к напитанным водой суглинкам в местах лежания снежников. В хорошо увлаженных и дренированных местах долгого лежания снега со щебнистым субстратом развиваются ивковые группировки *Salix polaris* или *S. chamissonis*. Подножия крутых берегов р. Лунной и днища оврагов заняты нивальными сообществами с доминированием *Nardosmia frigida* и *Carex tripartita*. В разнотравной нивальной луговине на берегу р. Амгуэмы найден редкий в этом районе вид *Dodecatheon frigidum*.

На вершинах бугров на всхолмленной равнине у колоний суслика Парри встречаются злаково-разнотравные группировки с ивами.

Среди болотных сообществ наиболее распространены осочники с доминированием *Carex stans*. Эта осока образует осоково-сфагновые сообщества с угнетенной ивой в ложбинах стока на шлейфе и сильно увлажненные осоково-сфагновые или осоковые мертвопокровные группировки на неполигональных болотах или на мокрых днищах полигонов. Переувлажненные осочники образуют также *Carex rotundata* и редко *C. chordorrhiza*. В зарастании водоемов наряду с *Carex stans* принимают участие *Arctophila fulva*, *Hippuris lanceolata*, *Comarum palustre* и *Ranunculus pallassi*. В сильно увлажненных ложбинах стока на шлейфе встречаются сообщества *Eriophorum medium* и *Dupontia psilosantha*. На галечниках р. Лунной отмечены редкотравные группировки с преобладанием *Hierochloë odorata* и *Cardamine hyperborea*, заросли *Pleuropogon sabinii* и сообщества *Juncus brachyspathus*.

В исследованном районе широко распространена комплексность растительности. В полигонально-валиковых комплексах сочетаются осоковые болотные сообщества, приуроченные к увлажненным днищам полигонов, и осоковые болотные, а также кочкарнопушицевые, кустарничковые или ерниковые кустарничково-зеленомошные тундры на валиках. В результате возникают болотные, а при участии в комплексе тундровых группировок — и тундрово-болотные комплексы. Элементами полигонально-валикового комплекса являются целые сообщества площадью в несколько десятков квадратных метров. Гривково-ложбинный нивальный комплекс встречается ниже мест лежания снега на пологих частях террасированных склонов горы или под уступами холмов. Он состоит из многократно повторяющихся элементов, приуроченных к вытянутым вниз по склону и чередующимся гривкам и ложбинкам. Растительность этих элементов площадью от 2 до 10 м² представлена фрагментами сообществ, образующих в других местах района самостоятельные более крупные группировки.

В зависимости от заснеженности, характера увлажнения и щебнистости субстрата выделяется три варианта этого комплекса. В первом варианте, приуроченном к местам, находящимся непосредственно у снежника (ниже его), со щебнистым субстратом, хорошим дренажем и сильной заснеженностью, на гривках размещаются кустарничково-лишайниковые, а в ложбинках — осоково-зеленомошные сообщества. Во втором, более увлажненном и заболоченном варианте гривки занимают кустарничково-осоковые зеленомошные сообщества, а ложбинки — ивово-осоковые сфагново-зеленомошные заболоченные сообщества. В третьем варианте ивово-осоковые сообщества расположены на гривках, а в ложбинках образуются пушицевые кочкарные сообщества. Этот вариант встречается в наиболее удаленных от снежника местах или на хорошо заснеженных склонах без расположенного выше снежника.

Для иллюстрации характера размещения растительных сообществ на исследованной территории приведен схематический план растительности (рис. 2), охватывающий площадь около 100 км². На плане показаны преимущественно сочетания растительных группировок.

Выделенные нами крупные ландшафтные единицы (гора, шлейф, равнина и др.) характеризуются не только своеобразной флорой и набором сообществ, но также и специфическими сочетаниями сообществ и особенностями их структуры.

Гора Наунэсон и ее склоны имеют наиболее пестрый и расчлененный растительный покров. Из-за беспорядочного расположения выходов коренных пород и окружающих их ложбин размещение сообществ на плато не подчинено четкой системе. К выходам коренных пород (рис. 2, *1*) приурочены сочетания (микрокомбинации) сообществ и их фрагментов типа серий растительных сообществ (Грибова, Исаченко, 1972). В эти сочетания входит растительность скальных останцов — редкотравные группировки со злаками и осочками, группировки яркоокрашенных эпилитных лишайников на скалах и куртин мхов в нишах между камней. На малоподвижных и бесснежных зимой россыпях крупного щебня образуются сообщества черноокрашенных эпилитных лишайников (роды *Umbilicaria*, *Parmelia*, *Cetraria*) с редкими травами — *Potentilla* spp., *Dryopteris fragrans*. На ровных пониженных участках с плоскобугорковым рельефом образуются кустарничково-моховые тундры с господством *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*. В слабо наклоненных и сильнее заснеженных ложбинах (рис. 2, *2*) представлены сочетания сообществ (мезокомбинации, по Грибовой и Исаченко) с четко выраженной мозаичностью. Здесь развиты кустарничково- и пушицево-осоковые пятнистые и террасированные тундры с господством *Carex lugens*, *Cassiope tetragona* и *Eriophorum vaginatum*. В низкой восточной части плато расположено болото (рис. 2, *3*), растительность которого из-за полигонально-валикового рельефа имеет комплексный характер. Здесь представлены кочкарнопушицевые тундры, заболоченные редкие ивняки, а также осоково-сфагновые и осоковые топяные болотные сообщества.

На северных и южных террасированных склонах горы сообщества и их сочетания имеют закономерный характер размещения. Выходы коренных пород, образующие уступы террас, расчленены ложбинами стока на отдельные бугры. Растительность уступов и их подножий представляют своеобразное сочетание (микрокомбинацию) сообществ двух контрастных местообитаний — сухих летом и малоснежных зимой краев уступов и верхних частей склонов и сильно заснеженных зимой, обильно увлажненных и хорошо дренированных летом кароподобных лож снежников. Сообщества обеих частей этого сочетания мозаичны из-за наличия криогенного микрорельефа. Вся остальная часть склонов (наклонные ложбины стока и плоские участки террас) занята сочетаниями (мезокомбинациями) мозаичных сообществ и гривково-ложбинных комплексов.

На крутых северных склонах (рис. 2, *4, а*) на верхних частях уступов образуются дриадовые и гипоарктокустарничковые куртинные тундры, а у подножия уступов — нивальные мозаичные осоково-разнотравно-

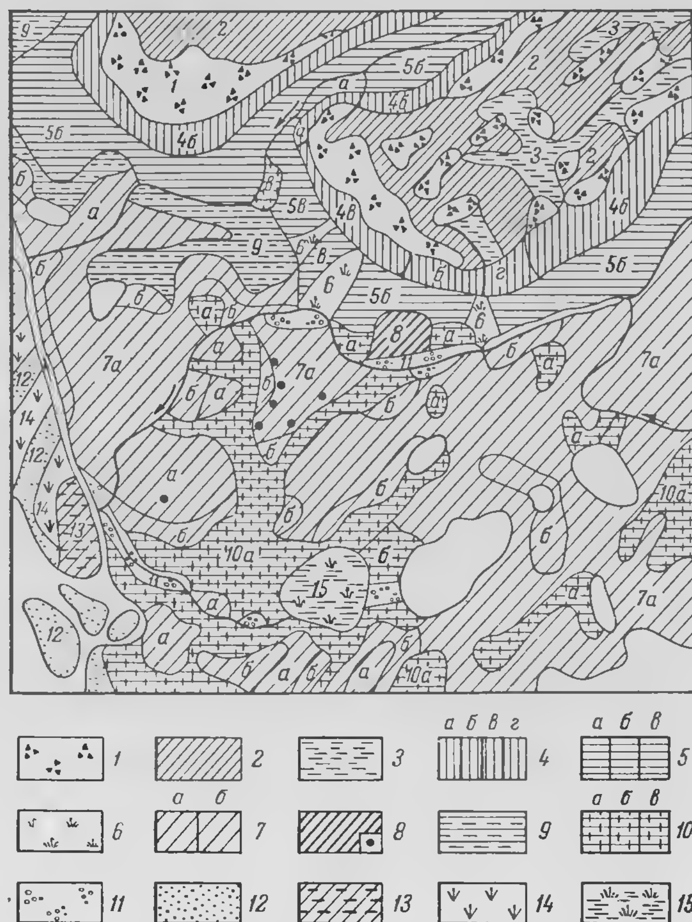


Рис. 2. Карта растительности участка в среднем течении р. Амгуэмы.

1 — сочетания эпилитнолишайниковых, редкотравных и кустарничковых куртинных и плоскобугорковых тундр на выходах коренных пород; *2* — сочетаяия кустарничково-осоковых и кочкарнопушицевых тундр на плато; *3* — полигонально-валиковые болотные комплексы и заболоченные ивово-осоковые тундры на плато; *4* — сочетания сообществ склонов горы: *а* — кустарничковых куртинных и кассиоповых нивальных тундр с кустарничково-осоковыми пятнистыми и ивково-дриадовыми плоскобугорковыми тундрами на крутых террасированных склонах, *б* — куртинных и плоскобугорковых кустарничковых тундр и кассиоповых нивальных тундр с кустарничково-осоковыми комплексными и кочкарнопушицевыми тундрами на пологих террасированных склонах, *в* — редкотравных, дриадовых куртинных, ивково-кассиоповых нивальных, злаково-гипоарктокустарничковых тундр и растительности ложбин на крутых нетеррасированных склонах, *г* — густых травяных ивняков с заболоченными редкими ивняками на пологих склонах; *5* — комплексы растительности грив и ложбин шлейфа: *а* — кустарничково-осоковых террасированных и ивово-пушицево-осоковых заболоченных сообществ, *б* — кочкарнопушицевых и ивово-осоково-сфагновых сообществ, *в* — кустарничково-осоковых или кочкарнопушицевых и ивово-кустарничково-осоковых заболоченных тундр; *6* — сочетания кочкарнопушицевых сообществ на крупных гривах шлейфа; *7* — сочетания растительности холмов: *а* — кочкарнопушицевых, осоково-кочкарнопушицевых заболоченных, кустарничково-осоковых и плоскобугорковых кустарничковых тундр, *б* — нивальных гривково-ложбинных комплексов и редких заболоченных и нивальных ивняков; *8* — сочетания сообществ большого участка выходов эффузивов или их отдельных бугров: куртинных, дриадовых плоскобугорковых, гипоарктокустарничковых и нивальных кассиоповых тундр, нивальных гривково-ложбинных комплексов и кочкарнопушицевых тундр; *9* — болота с некомплексными осоково-пушицевыми переувлажненными сообществами; *10* — полигонально-валиковые комплексы болотной низины: *а* — тундрово-болотные комплексы кочкарнопушицевых и осоково-сфагновых сообществ, *б* — болотно-тундровые комплексы ерниковых зеленомошных и осоково-сфагновых сообществ, *в* — плоскобугристо-мочажинный болотно-тундровый комплекс кустарничково-кочкарнопушицевых, кустарничково-лишайниковых и осоково- или пушицево-гидрофильномоховых сообществ; *11* — сочетания пойменных разнотравных ивняков; *12* — сочетаяия латок разнотравья, злаков и куртия ив на низких песчаных частях островов; *13* — полигонально-валиковые тундрово-болотные комплексы кустарничково-зеленомошных, ивово-осоковых зеленомошных и осоково-сфагновых сообществ на высоких частях островов; *14* — комплекс ивняков и лугов гривисто-ложбинной поймы; *15* — сочетание осоковых и арктофиловых гидрофильномоховых сообществ зарастающего озера.

кассиоповые тундры. Здесь, в кустарничковых куртинных тундрах, был найден редкий в этом районе вид — *Rhododendron kamtschaticum*. На поверхности террас господствуют кустарничково-осоковые зеленомошные пятнистые и плоскобугорковатые ивково-дриадовые тундры.

Пологие террасированные части северного и южного склонов (рис. 2, *4б*) заняты сочетаниями кустарничковых куртинных или плоскобугорковых тундр с господством *Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* на выпуклых частях уступов и нивальных разнотравно-кассиоповых мозаичных тундр под уступами террас. На поверхности террас располагаются гривково-ложбинные комплексы и кочкарнопушицевые тундры.

Крутые западные склоны (рис. 2, *4в*) имеют следующую структуру: с плато спускаются щебнистые осыпи, под ними располагаются снежники, от которых берут начало ложбины водотоков. Между ложбинами заключены ровные дренированные участки.

Куртинные разнотравные и разнотравно-кустарничковые тундры со *Smelovskia porsildii* и *Saxifraga redowskiana* на суглинисто-щебнистых осыпях сходны с растительностью щебнистых участков на плато и являются сочетанием типа серий растительных сообществ. Только здесь встречаются полосчатые тундры с вытянутыми вниз по склону чередующимися полосами голого грунта и кустарничково-моховой дернины. В местах скопления снега на высоких и узких уступах представлено сочетание двух контрастных типов тундр — дриадовых на поверхности террас и кассиоповых или разнотравно-ивковых нивальных тундр у их подножия. В ложбинах стока на террасках, образовавшихся из нанесенного водой мелкозема, встречаются редкие в этом районе эутрофные болотца, видовой состав которых богат аркто-альпийскими видами разнотравья.

Сообщества в ложбинах стока сменяются сверху вниз, начиная со злаково-разнотравных луговых, ивковых нивальных, болотных гипновомоховых, кустарниковых разнотравных (с *Salix pulchra* высотой 30—50 см) и кончая сфагновыми болотными сообществами. В ивняках в нижней части ложбин был найден редкий в этом районе вид *Arctous erythrocarpa*. Между ложбинами расположены злаково-кустарничковые тундры с *Calamagrostis holmii*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*.

В широкой депрессии на пологом юго-восточном склоне обнаружено сочетание густых ивняков (высотой 70—150 см) с господством *Salix pulchra* и примесью *S. krylovii*, ерниковых сообществ (30—50 см высоты) и заболоченных разнотравно-осоковых редких ивняков, приуроченных к гривам, а также заболоченных лугов и пушицевых (*Eriophorum angustifolium*) редких ивняков в ложбинах. Заросли высоких ив встречаются также и на южных склонах гряд, лежащих к востоку от горы Наупэсон (рис. 2, *4*, *г*).

В полосе контакта склона горы и шлейфа располагаются своеобразные группировки, отличающиеся от сообществ этих элементов рельефа. С северной стороны горы в переходной от склона горы к шлейфу полосе на сухих местах развиваются разнотравно-злаково-кустарничковые тундры, а в сырых местах — кустарничково-мелкоосоковые заболоченные тундры (*Carex misandra*, *C. fuscidula*, *C. algida*, *C. lugens*, *Dryas* spp.). У подножия западного склона горы в полосе контакта распространены кустарничково-осоковые (*Carex lugens*) зеленомошные террасированные тундры с несколькими редкими в этом районе видами в своем составе (*Alnaster fruticosus*, *Oxytropis maydelliana*). Под нижним уступом южного склона горы на месте снежника образуется сочетание нивальных группировок типа поясного ряда (Грибова, Исаченко, 1972). На сыром дне нивального кара расположена редкостойная группировка трав (*Oxyria digyna*, *Ranunculus pygmaeus*) с мхами и лишайниками. Ниже и дальше от снега находятся сообщества с господством *Allium schoenoprasum*, *Nardosmia frigida*, *Rumex arcticus*. Еще ниже расположена группировка угнетенной *Carex stans*. Над снежником на сухом склоне образуется

сообщество с господством *Festuca altaica*, *Cassiope tetragona* и *Dasiphora fruticosa*.

Растительный покров шлейфа (рис. 2, *5*) представляет мезокомплекс (мезокомбинацию, по Грибовой и Исаченко) сочетаний сообществ умеренно увлажненных грив и сочетаний сообществ заболоченных ложбин. Сообщества на гривах имеют мозаичную структуру, которая вызвана пятнами выливания и солифлюкционными террасками. В верхних частях ложбин сообщества мозаичны из-за торфяных валиков, ориентированных поперек склона. Шлейф разделен нами на несколько участков с различным набором сочетающихся группировок. У подножия крутой части северного склона горы (рис. 2, *5а*) гривки заняты террасированными кустарничково-осоковыми сообществами (*Carex lugens*, *C. stans*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum*), а ложбины — пушицево-осоково-ивовыми зеленомошными заболоченными сообществами (*Salix saxatilis*, *S. reticulata*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *Tomenthypnum nitens*). Для шлейфа у подножий северного и южного пологих склонов горы (рис. 2, *5б*) характерны сильно увлажненные ложбины с ивово-осоково- или ивово-осоково-пушицево-сфагновыми сообществами (*Salix pulchra*, *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*) и гривы с кочкарнопушицевыми сообществами. В северной части шлейфа западного склона (рис. 2, *5в*) на гривах представлены осоково- или кочкарнопушицево-кустарничковые тундры (*Carex stans*. *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*), а в ложбинах — ивово-кустарничково-осоковые сфагновые тундры (*Salix fuscescens*, *S. pulchra*, *Carex stans*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*). В нижней части шлейфа западного склона на гривах, разделенных мокрыми ложбинами с осоковыми (*Carex stans*), пушицевыми (*Eriophorum medium*) и дюпонциевыми группировками, располагаются ерниковые кустарничково-зеленомошные сообщества (высота березки 10—20 см). На отдельных гривах (до 100 м ширины и 600 м длины) представлены серии кочкарнопушицевых сообществ от заболоченных — с *Carex stans* и *C. rotundata*, до кустарничковых пушичников с угнетенной пушицей, багульником и политриховыми мхами (рис. 2, *6*).

Холмы на равнине имеют одинаковую структуру растительного покрова. Плоские вершины холмов заняты сочетаниями (мезокомбинациями) сообществ (рис. 2, *7а*). Наиболее распространены здесь кочкарные пушичники. В увлажненных центральных частях холмов и по их краям, на границе с болотами, встречаются осоково-кочкарнопушицевые сообщества. Лучше дренированные участки заняты кустарничково-осоковыми пятнистыми и плоскобугорковыми кустарничковыми тундрами (*Carex lugens*, *Diapensia obovata*, *Vaccinium uliginosum*). Пологие заснеженные и увлажненные склоны холмов заняты сочетаниями (мезокомбинациями) типа поясного ряда сообществ и комплексов (рис. 2, *7б*). Для них характерны заболоченные разнотравно-осоково-пушицевые ивняки (*Salix pulchra*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*, *Polygonum ellipticum*), нивальные разнотравные ивняки, образованные *Salix krylovii*, и гривково-ложбинные комплексы с фрагментами ивово-осоково-зеленомошного сообщества в ложбине и кустарничково-осоково-лишайниково-зеленомошного на гривке. Крутые склоны холмов с долго лежащим снегом заняты сочетаниями (микрокомбинациями) типа микропоясного ряда (Грибова, Исаченко, 1972) с расположенными поперек склона и сменяющими друг друга узкими полосами группировок, в которых доминируют несколько видов — *Oxyria digyna*, *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Carex tripartita*. На верхних малоснежных и дренированных частях галечных бугров располагаются гипоарктокустарничковые тундры с господством *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Arctous alpina*, *Diapensia obovata*. Именно здесь в этом районе встречен *Rhododendron parvifolium*. На склонах бугров расположены кассиоповые нивальные тундры, а ниже их — осочковые зеленомошные заболоченные сообщества с *Carex misandra*, *C. fuscidula*, *C. algida*, *C. scirpoidea*, *Dryas integrifolia*, *Lagotis minor*, *Tofieldia coccinea*.

На отдельных буграх эффузивов расположены куртинные разнотравные и дриадовые тундры (рис. 2, *8*). У подножий бугров встречаются каменистые россыпи с эпилитными лишайниками, редкими травами, кустарничками и мхами между камней, а также кассиоповые тундры. Галечные бугры и бугры-выходы эффузивов заняты сочетаниями сообществ двух контрастных местообитаний, подобными сочетаниям на террасированных склонах горы.

На большом участке выходов эффузивов помимо куртинных разнотравных и дриадовых, а также нивальных кассиоповых тундр, присутствуют гипоарктокустарничковые тундры (рис. 2, *8*). У подножий бугров встречаются нивальные тундры с *Festuca altaica* и *Dasiphora fruticosa*. Ровные места вокруг бугров заняты дриадовыми плоскобугорковыми тундрами и гривково-ложбинным комплексом. В увлажненных местах развиваются кочкарнопушицевые сообщества с *Salix pulchra* и большим количеством разнотравья.

Заболоченная низина из-за повсеместного распространения полигонально-валикового рельефа имеет комплексную растительность. В пределах низины можно выделить участки со сходными сообществами на валиках полигонов, с близкими по составу группировками на днищах и одинаковым соотношением площадей этих элементов комплекса. В результате на заболоченной низине помимо небольшого участка однородной растительности выделено несколько типов полигонально-валиковых болотных и тундрово-болотных комплексов и болотно-тундровый плоскобугристо-мочажинный комплекс.

Болото с постепенно переходящими друг в друга пушицевыми (*Eriophorum russeolum*, *E. medium*) и осоковыми (*Carex stans*) сфагновыми некомплексными сообществами образуется у подножия западного склона горы (рис. 2, *9*). У озер и у подножий крутых склонов холмов расположены болотные комплексы с большими (до 100 м длины и 20—30 м ширины) полигонами, почти лишенными валиков. На залитых водой днищах (глубина воды 10—15 см) растут редко стоящие осоки (*Carex stans*, *C. rotundata*). Под водой лежит слой ила и встречаются угнетенные печеночные и сфагновые мхи. На сфагновых кочках растут *Carex stans* и *Andromeda polifolia*. Большая часть заболоченной низины занята тундрово-болотным полигональным комплексом с кочкарнопушицевыми тундрами на валиках и осоково-сфагновыми болотными сообществами на увлажненных днищах полигонов (рис. 2, *10а*). У берега озера встречен болотно-тундровый комплекс (рис. 2, *10б*) с кустарничково-политриховыми ерниками (высота березки 50 см) на широких валиках и осоково-сфагновыми болотными сообществами на неглубоких днищах полигонов. На буграх плоскобугристо-мочажинного комплекса (рис. 2, *10в*) представлены кустарничково-кочкарнопушицевые и кустарничково-лишайниковые тундровые сообщества, а в мочажинах — озерки с осоковыми, пушицевыми и арктофиловыми зеленомошными группировками.

В пойме речек и ручьев представлены сочетания (мезокомбинации) типа поясных рядов с сообществами, расположенными параллельно берегу. Прибрежную полосу образуют густые заросли *Salix pulchra*, *S. krylovii* высотой 1—1.5 м с разнотравьем и угнетенными мхами, а притундровую полосу — вейниково-сфагновые ивняки (рис. 2, *11*). На островах р. Амгуэмы выделено несколько типов сочетаний. Растительность низких песчаных частей островов является сочетанием (микрокомбинацией) типа серии растительных сообществ (рис. 2, *12*); она представлена латками трав (*Leymus interior*, *Rumex graminifolius*, *Tanacetum bipinnatum*, *Aster alpinus*, *Pedicularis verticillata*, *Polemonium boreale*) и куртинами ив (*Salix alaxensis*, *S. pulchra* ssp. *anadyrensis*, *S. boganidensis*). Высокие части островов заняты полигональными тундрово-болотными комплексами (рис. 2, *13*). На валиках формируются кустарничковые зеленомошные (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium uliginosum*) и ивово-осоковые тундры с угнетенной *Salix pulchra*, *Carex stans*, *Aulacomnium palustre*. Днища полигонов заняты пушицево-осоковыми (*Carex stans*, *Eriophorum angu-*

stifolium) сфагновыми болотными сообществами. На слегка приподнятых частях островов с гривистым рельефом встречен комплекс разнотравно-злаковых группировок ложбин с *Poa vivipara*, *Calamagrostis* spp., *Deschampsia borealis*, *Allium schoenoprasum* и густых зарослей *Salix pulchra* ssp. *anadyrensis*, *S. lanata* ssp. *richardsonii* (рис. 2, *14*). В воде у берега зарастающего озера расположены осоково-сфагновые сообщества, образованные высокой и густо стоящей *Carex stans*. В сильно обводенных частях озера представлены сообщества *Arctophila fulva* и *Ranunculus pallasii* (рис. 2, *15*).

Структура растительного покрова исследованной территории сложилась под влиянием специфических для тундровой зоны факторов — вечной мерзлоты и неравномерного распределения снега. Так, особенности стока воды в условиях вечной мерзлоты вызвали образование на шлейфе ложбин стока и грив, что привело к возникновению четкой структуры его растительного покрова. Под влиянием вечной мерзлоты на заболоченной низине образовались полигонально-валиковые системы и соответствующие комплексы растительности. Еще больше вечная мерзлота влияет на развитие мозаичности растительных сообществ вследствие процессов мерзлотного пучения и солифлюкции.

Неравномерное распределение снега сказывается на размещении растительных сообществ и приводит к образованию своеобразных типов их сочетаний. Это — сочетания типа микропоясных рядов на крутых склонах холмов, поясные сочетания сообществ на пологих склонах и контрастные сочетания на уступах террасированных склонов горы, включающие сообщества малоснежной вершины уступа и сообщества его заснеженного подножия.

В заключение необходимо обратить внимание на растительные сообщества, свидетельствующие о зональной и провинциальной принадлежности изученной территории. К ним относятся густые ивняки, занимающие на юго-восточных склонах горы и высоких гряд участки, протяженностью до нескольких сотен метров, и ерниковые сообщества (с кустами до 50 см высоты), приуроченные к подножию южных склонов горы и к валикам дренированных полигонов. Присутствие их говорит о том, что в этом районе, в местах с наиболее благоприятным микроклиматом и почвенными условиями, могут возникать сообщества, характерные для подзоны южных гипоарктических тундр. Это лишь еще раз подчеркивает правильность отнесения территории к южной части подзоны северных гипоарктических тундр.

О близости растительности района среднего течения р. Амгуэмы к растительности западных районов Чукотки говорят находки в хорошо заснеженных местах на равнине ивняков, образованных *Salix krylovii*. С более восточными районами Чукотки, расположенными в условиях умеренно морского климата (Галанин, 1973), растительность этого района сближает присутствие очень редких здесь кустарничковых тундр с *Rhododendron kamtschaticum*, нивальных лужаек с *Dodecatheon frigidum* и мелкоосоковых эутрофных болотец с *Dryas integrifolia* и *D. octopetala*. Несколько большее развитие сообществ, характерных для западных районов, по сравнению с группировками, свойственными побережьям Чукотского полуострова, вполне соответствует умеренно континентальному климату района.

Несомненно, специфические черты растительности района среднего течения р. Амгуэмы станут особенно хорошо видны после сравнения растительности этого района с растительностью других пунктов, исследованных нами на Чукотском полуострове.

ЛИТЕРАТУРА

Галанин А. В. (1973). Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ). Бот. ж., 58, 11. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко. (1972). Картирование растительности в съемочных масштабах. Полевая геоботаника, 4. — Клюкин Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. — Малышев Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Таргульян В. О., Н. А. Караваева, Е. М. Наумов, И. А. Соколов, Н. Н. Розов. (1970). Почвы. В сб.: Север Дальнего Востока. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 III 1974.

SUMMARY

The region under study belongs to the southern (main) part of the Northern hypoarctic tundra subzone; hence, its flora is of hypoarctic character. The most common communities in the plain are tussock cotton-grass tundras; the mountains and hills are covered with dwarf shrub-sedge «spotty» and dwarf shrub tundras. On wet lowland sedge polygonal bogs predominate. Shrub (willow and birch) communities, peculiar for the southern hypoarctic tundra subzone, occur in the region only on southern slopes of hills and mountains. The structure and composition of complexes and combinations of communities, shown on the map, depend on uneven snow distribution and permafrost influence.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 51 (018) 576.16 : 581.524.4

В. С. Ипатов, Ю. И. Самойлов, Т. Н. Тархова

ДВУСТОРОННИЙ КОЭФФИЦИЕНТ МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ

V. S. IPATOV, YU. I. SAMOYLOV, T. N. TARKHOVA.
THE DUPLEX COEFFICIENT OF SPECIFIC CORRELATION

Предложен коэффициент межвидовой сопряженности, при расчете которого не принимает участие клетка d (число площадок, на которых отсутствуют оба вида) в четырехпольной таблице. Приводятся формулы критерия хи-квадрат для проверки достоверности коэффициента. Показаны некоторые его особенности.

В фитоценологических исследованиях широко используются коэффициенты сопряженности. Особенно популярны два из них — редуцированный коэффициент корреляции и коэффициент Коула. Их свойства и специфические особенности показаны в ряде работ (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин, Денисова, 1970). Главная задача, которую исследователи пытаются разрешить с помощью коэффициентов корреляции, выявление видов, положительно сопряженных друг с другом, и, с другой стороны, отрицательно сопряженных видов. В дальнейшем это служит основой для выделения экологических групп видов, видов-индикаторов и т. п. Каждый из коэффициентов имеет свою сферу приложения, условия, при которых он наилучшим образом позволяет решать поставленные задачи.

При эколого-фитоценотических исследованиях и редуцированный коэффициент корреляции, и коэффициент Коула имеют два главных недостатка. Первый, неоднократно отмечавшийся в литературе (Bray, 1956; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Миркин и др., 1970), состоит в том, что на их значение влияет заполненность клетки d, т. е. число случаев совместного отсутствия видов, сопряженность которых выясняется. Если d мало, а это неизбежно при высоком постоянстве хотя бы одного вида из пары, коэффициенты показывают слабую связь. Простое расширение выборки за пределы экологического ареала видов (например, присоединение к луговым описаниям описаний болот) автоматически приведет к резкому возрастанию положительных сопряженностей. Это свойство меньше сказывается при региональных исследованиях, когда экологический диапазон выборки задается заранее, но крайне нежелательно при детальном изучении отдельных сообществ или ассоциаций в узкой амплитуде условий. Второй недостаток — это усредненность получаемых значений сопряженности, невозможность различить сопряженность вида A по виду B и B по A. В действительности же при неравной встречаемости видов и сопряженности, отличной от —1, виды не могут быть сопряжены друг с другом одинаково.

Из сказанного следует, что желательно иметь коэффициент межвидовой сопряженности, свободный от этих недостатков. Коэффициенты, вычисляемые без учета клетки d, предлагались рядом исследователей (Iversen, 1954; Bray, 1956; Fager, 1957), однако оставалось невыполненным второе важное условие — двусторонность коэффициента, показывающая отношение вида A к виду B и B к A. Таким свойством обладает индекс Л. Дайса (Dice, 1945), но он неудобен, во-первых, тем, что изменяется от 0 до 1 и не позволяет разделить сопряженность на отрицательную и положительную, а во-вторых, для этого индекса (как и для соответствующего ему коэффициента Р. Брея) не предложено критерия существенности.

Нами в лаборатории геоботаники Биологического института Ленинградского университета сделана попытка построить и использовать коэффициент сопряженности, отвечающий перечисленным условиям (коэффициент двусторонней сопряженности $ДС$). В основу вычисления положена таблица 2×2, но частота d не принимается во внимание.

		A		
		+	—	
B	+	a	b	$a+b$
	—	c	d	
		$a+c$		

Для построения $ДС$ определим максимально возможные значения частот a, b и c при найденных величинах $(a+b)$ и $(a+c)$; обозначим $a_{\max}=k$, где k — меньшая из сумм $(a+b)$ и $(a+c)$, т. е. частота встреч вида с меньшей встречаемостью. Очевидно, $b_{\max}=a+b$, $c_{\max}=a+c$. При построении $ДС$ исходим из частот присутствия и отсутствия одного вида в присутствии другого. Рассмотрим в общем виде формулы $ДС_{A/B}$ и $ДС_{B/A}$.

1) $ДС_{A/B}$. Условно назовем $\frac{a}{k}$ «притяжением», а $\frac{c}{c_{\max}}=\frac{c}{a+c}$ — «отталкиванием». Тогда сопряженность вида A и B выразится разностью этих величин: $ДС_{A/B}=\frac{a}{k}-\frac{c}{a+c}$.

2) $ДС_{B/A}$. $\frac{a}{k}$ — «притяжение»; $\frac{b}{b_{\max}}=\frac{b}{a+b}$ — «отталкивание».

$$ДС_{B/A}=\frac{a}{k}-\frac{b}{a+b}.$$

Значение k зависит от построения таблицы 2×2. При $k=a+b$

$$ДС_{A/B}=\frac{a}{a+b}-\frac{c}{a+c}=\frac{a^2-bc}{(a+b)(a+c)}, \quad (1)$$

$$ДС_{B/A}=\frac{a}{a+b}-\frac{b}{a+b}=\frac{a-b}{a+b}. \quad (2)$$

При $k=a+c$

$$ДС_{A/B}=\frac{a}{a+c}-\frac{c}{a+c}=\frac{a-c}{a+c}, \quad (3)$$

$$ДС_{B/A}=\frac{a}{a+c}-\frac{b}{a+b}=\frac{a^2-bc}{(a+c)(a+b)}. \quad (4)$$

Очевидно, что для одной и той же пары видов (1) и (4), (2) и (3) являются одними и теми же коэффициентами, поэтому при расчетах удобнее всегда пользоваться постоянной схемой. Например, удобно, чтобы всегда выполнялось неравенство $(a+b)<(a+c)$.

Коэффициент, показывающий сопряженность вида, имеющего меньшую встречаемость, с видом, встречаемость которого выше $\left(ДС_{A/B}=\frac{a-b}{a+b}\right)$, представляет собой «трансформированный коэффициент Дайса», предложенный Б. М. Миркиным с сотрудниками (1972).

Достоверность двустороннего коэффициента сопряженности мы предлагаем устанавливать при помощи критерия хи-квадрат; при этом формулы и значения хи-квадрат для сопряженностей A по B и B по A различаются. Рассмотрим оба случая, считая, что всегда $(a+b) < (a+c)$.

1) $ДС_{A/B}$. Обозначим теоретические частоты a' и c'.[1] Нулевая гипотеза сводится к отсутствию связи, что предполагает $\frac{a}{c}=\frac{a'}{c'}$; тогда $\chi^2=\frac{(a-rc)^2}{r(a+c)}$, где $r=\frac{a'}{c'}$. При этой гипотезе $\frac{a'}{a+b}=\frac{c'}{a+c}$, отсюда $\frac{a'}{c'}=\frac{a+b}{a+c}=r$. Подставим полученное значение r в формулу и после преобразования получим $\chi^2=\frac{(a^2-bc)^2}{(a+b)(a+c)^2}$.

2) $ДС_{B/A}$. При нулевой гипотезе об отсутствии связи имеем

$$\frac{a'}{a+b}=\frac{b'}{a+b}; \quad \frac{a'}{b'}=\frac{a+b}{a+b}=1=r, \qquad \chi^2=\frac{(a-rb)^2}{r(a+b)}=\frac{(a-b)^2}{(a+b)}.$$

В обоих случаях одна степень свободы ($df=1$).

Может возникнуть необходимость проверить существенность различия сопряженности A/B и B/A. О различии сопряженностей мы можем судить по соотношению частот b и c. Если сопряженности не различаются, то должно быть справедливо равенство $b'+c'=b+c$, а $\frac{b'}{c'}=\frac{a+b}{a+c}$. Исходя из этого, используем формулу $\chi^2=\frac{(b-rc)^2}{r(b+c)}$, где $r=\frac{b'}{c'}=\frac{a+b}{b+c}$, и приходим к $\chi^2=$ $=\frac{a^2(b-c)^2}{(a+c)(a+b)(b+c)}$.

Весь расчет сопряженностей сводится к следующему:

1) находим встречаемости вида A — $(a+b)$ и вида B — $(a+c)$ и их совместную встречаемость a (за вид B принимаем вид с меньшей встречаемостью), т. е. $(a+b) < (a+c)$;

2) находим $b=(a+b)-a$; $c=(a+c)-a$;

3) $ДС_{A/B}=\frac{a}{a+b}-\frac{c}{a+c}$; $\chi^2=(ДС_{A/B})^2\cdot(a+b)$;

4) $ДС_{B/A}=\frac{a-b}{a+b}$; $\chi^2=(ДС_{B/A})^2\cdot(a+b)$.

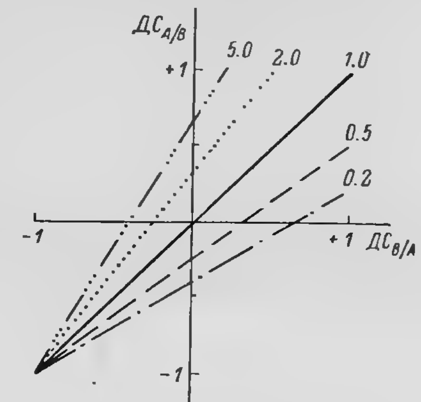
Некоторые свойства двустороннего коэффициента сопряженности показаны на рисунке. Прежде всего необходимо отметить, что оба коэффициента $ДС_{A/B}$ и $ДС_{B/A}$ могут быть равны друг другу только при равной встречаемости обоих видов $\left(\frac{a+b}{a+c}=1\right)$ или при полной отрицательной сопряженности ($ДС=-1$). Для каждого из значений $\frac{a+b}{a+c}$ коэффициенты $ДС_{A/B}$ и $ДС_{B/A}$ линейно связаны друг с другом. Последнее обстоятельство не свидетельствует о какой-либо ущербности этих коэффициентов, так как в соотношении $\frac{a+b}{a+c}$ уже заключена часть информации о возможной сопряженности видов. Вид, имеющий меньшую встречаемость, всегда дает большее (алгебраически) значение коэффициента сопряженности. Эта особенность соответствует реальности, поскольку вид с большей встречаемостью в принципе не может показать по альтернативному признаку большее значение сопряженности. Здесь отражается тот факт, что данный вид обладает большей «свободой» варьирования.

Эколого-фитоценотическая интерпретация двустороннего коэффициента, как и любого иного коэффициента сопряженности, неодинакова для одних и тех же значений. Она зависит от ряда условий, при которых коэффициент получен, в частности, от размера пробных площадок, от экологического диапазона выборки, от ценотических условий и тому подобного.

[1] Клетка b хотя и принимает участие в построении коэффициента (1), но ее значение входит лишь в виде компонента краевой суммы $(a+b)$. Обе же краевые суммы $(a+b)$ и $(a+c)$ являются заданными, фиксированными, поэтому нет необходимости находить теоретическую частоту b_1 и вводить ее в формулу χ^2.

Рассмотрим ряд примеров, демонстрирующих некоторые возможности и особенности двустороннего коэффициента. Для большей наглядности примеры подобраны из числа «знакомых» видов, некоторые эколого-фитоценотические особенности которых были нами установлены ранее иными, прямыми способами.

В табл. 1 (а—з) показаны результаты вычисления коэффициентов сопряженности для ряда луговых видов. Сравним полученные данные. При расчете сопряженностей пырея ползучего *Elytrigia repens*,[1] костра безостого *Zerna inermis* и герани луговой *Geranium pratense* (а, б, в) коэффициент Коула не показал достоверной связи, а двусторонний коэффициент показал положительную сопряженность всех трех видов. Пырей и костер — длиннокорневищные аллювиафильные злаки, имеющие в условиях прирусловой зоны поймы примерно одинаковую амплитуду по увлажнению (вообще пырей значительно более широкоамплитуден, но оба могут считаться мезофитами). Поскольку материалы собраны в условиях слабого варьирования увлажнения, эти виды проявляют себя одинаково, их связь положительная, довольно тесная и симметричная. Герань луговая — тоже эумезофит, часто участвующий в пойменных костровниках, но менее выносливый к аллювиальности. За счет этого на участке ее встречаемость ниже и влияние на костер и пырей слабее (на площадках с наилком мощностью более 4.5 см герань не конкурирует с этими злаками).



Зависимость $ДС_{A/B}$ и $ДС_{B/A}$ при разных соотношениях встречаемости видов A и B. 0.2, 0.5, 1.0, 2.0, 5.0 — отношение встречаемости видов A к B.

Амплитуда овсяницы красной *Festuca rubra* по увлажнению весьма широка и примерно равна амплитуде тысячелистника *Achillea millefolium* (г), благодаря чему эти виды обычно сопутствуют друг другу ($ДС_{A/F}=+0.70$; $ДС_{F/A}=+0.76$). На высоких супесчаных и песчаных прирусловых местообитаниях к овсянице красной часто примешивается щавель стержнекорневой *Rumex thyrsiflorus* (д), отличающийся большей выносливостью к наилкам. Возможно, это неравенство амплитуд по аллювиальности и отражено в неравенстве сопряженности по двустороннему коэффициенту: связь овсяницы со щавелем сильнее (+0.80), чем обратная (+0.71). Коэффициент же Коула показал в двух последних случаях отрицательную связь (—0.18 и —0.64), не соответствующую высокой совместной встречаемости видов.

Амплитуды овсяницы красной и вероники длиннолистной *Veronica longifolia* (е) перекрываются незначительно: амплитуда вероники узка и сдвинута в сторону сырых местообитаний (вид встречается и в канареечниковых сообществах). В результате сопряженность вероники с овсяницей оказалась высокой (+0.75), а овсяницы с вероникой — не отличающейся от нуля. По Коулу, обнаружена слабая положительная связь.

И наконец, последние две пары: щучка *Deschampsia caespitosa* — тимофеевка *Phleum pratense* и щучка—мышиный горошек *Vicia cracca* (ж, з). На участке, где собран материал, щучка находится вне своего фитоценотического оптимума и встречаемость ее невысока. Естественно ожидать, что такой оксилофильный вид будет отрицательно связан с мезофитами достаточно богатых нейтральных почв — тимофеевкой и мышиным горошком. Это и показал двусторонний коэффициент. «Отталкивание» этих видов

[1] Латинские названия видов даны по П. Ф. Маевскому (1964).

ТАБЛИЦА 1

Сопряженность между луговыми видами

а		1		
		+	−	
2	+	218	60	278
	−	66	17	83
		284	77	361

$C = -0.04$
$ДС_{1.2} = +0.55$
$ДС_{2.1} = \underline{+0.57}$

б		1		
		+	−	
3	+	171	49	220
	−	113	28	141
		284	77	361

$C = -0.07$
$ДС_{1.3} = +0.38$
$ДС_{8.1} = \underline{+0.55}$

в		2		
		+	−	
3	+	172	48	220
	−	106	35	141
		278	83	361

$C = +0.05$
$ДС_{2.3} = +0.40$
$ДС_{3.2} = \underline{+0.56}$

г		4		
		+	−	
5	+	262	36	298
	−	57	6	63
		319	42	361

$C = -0.18$
$ДС_{4.5} = +0.70$
$ДС_{5.4} = \underline{+0.76}$

д		6		
		+	−	
5	+	268	30	298
	−	61	2	63
		329	32	361

$C = -0.64$
$ДС_{6.5} = \underline{+0.71}$
$ДС_{5.6} = \underline{+0.80}$

е		5		
		+	−	
7	+	62	9	71
	−	236	54	290
		298	63	361

$C = +0.27$
$ДС_{5.7} = +0.08$
$ДС_{7.5} = \underline{+0.75}$

ж		8		
		+	−	
9	+	19	52	71
	−	102	188	290
		121	240	361

$C = -0.20$
$ДС_{8.9} = -0.57$
$ДС_{9.8} = \underline{-0.46}$

з		10		
		+	−	
9	+	20	51	71
	−	55	235	290
		75	286	361

$C = +0.09$
$ДС_{10.9} = \underline{-0.45}$
$ДС_{9.10} = \underline{-0.44}$

Примечание. C — коэффициент сопряженности Коула, ДС — двусторонний коэффициент сопряженности, достоверные значения подчеркнуты; виды: 1 — *Elytrigia repens*; 2 — *Zerna inermis*; 3 — *Geranium pratense*; 4 — *Achillea millefolium*; 5 — *Festuca rubra*; 6 — *Rumex thyrsiflorus*; 7 — *Veronica longifolia*; 8 — *Phleum pratense*; 9 — *Deschampsia caespitosa*; 10 — *Vicia cracca*.

примерно симметрично. Коэффициент Коула для последней пары (щучка мышиный горошек) оказался положительным (!).

Рассмотрим теперь расхождения в показаниях коэффициентов сопряженности на примере шести видов мхов (табл. 2). Проведенными ранее исследованиями показано, что из этих видов *Pleurozium schreberi* обладает наиболее широкой экологической амплитудой и потому чаще других встречается в моховых синузиях лесов, сочетаясь с разными видами мхов. Это отражают все коэффициенты, свидетельствующие о положительной сопряженности *P. schreberi* и остальных зеленых мхов. В то же время *ДС* позволяет выявить интересную деталь: положительную связь *Pleurozium schreberi* (1) и *Sphagnum girgensohnii* (6) ($ДС_{6/1} = +0.46$). На площадках в 1—5 м², с помощью которых получены приведенные коэффициенты, эти виды действительно могут тесно контактировать друг с другом, что объясняется локальными перепадами увлажнения вследствие зависания подстилки в местах с более густой корневой сетью деревьев и кустарничков (Ипа-

ТАБЛИЦА 2

Сопряженность между мхами

А

n	321	178	51	90	208	147
y \ *x*	1	2	3	4	5	6
1. *Pleurozium schreberi*	1	+0.48	—	+0.25	+0.50	—
2. *Hylocomium splendens*	+0.90	1	—	—	—	−0.30
3. *Rhytidiadelphus triquetrus*	+0.80	+0.65	1	—	—	−0.33
4. *Dicranum scoparium*	+0.96	+0.44	—	1	—	−0.24
5. *Dicranum polysetum*	+0.82	—	−0.31	−0.27	1	−0.34
6. *Sphagnum girgensohnii*	+0.46	+0.24	−0.55	−0.39	−0.22	1

Б

r \ *C*	1	2	3	4	5	6
1. *Pleurozium schreberi*	\	+0.62	—	+0.83	+0.32	−0.67
2. *Hylocomium splendens*	+0.24	\	+0.66	+0.47	—	—
3. *Rhytidiadelphus triquetrus*	—	+0.27	\	+0.40	—	—
4. *Dicranum scoparium*	+0.19	+0.27	+0.28	\	—	—
5. *Dicranum polysetum*	+0.14	—	—	—	\	−0.31
6. *Sphagnum girgensohnii*	−0.33	—	—	—	−0.2[illegible]	\

Примечание. А — двусторонний коэффициент (ДС) видов *y* по *x*; В — в верхней правой части коэффициент Коула (*C*), в нижней левой части редуцированный коэффициент корреляции (*r*); *n* — встречаемость видов; прочерк (—) — коэффициенты достоверно не отличаются от 0.

тов, Аверинцева, 1967). Расчеты *ДС* для площадок в 0.1 м², на которых условия более выровнены, подтверждает это — связь оказывается отрицательной ($ДС_{6/1}$=—0.67). Что же касается сопряженности *Sph. girgensohnii* с прочими зелеными мхами, то *ДС* четко показывает отрицательные зависимости, а *r* и *c* дают неопределенную информацию (большинство значений недостоверно).

Группа *Hylocomium splendens* —*Rhytidiadelphus triquetrus* — *Dicranum scoparium* Hedw. по результатам вычисления *r* и *C* имеет положительные связи, причем первый и третий виды положительно коррелируют с *Pleurozium schreberi*. Однако экологические данные свидетельствуют о неполном совпадении их амплитуд. В частности, *Rh. triquetrus* тяготеет к более богатым местообитаниям и этим отличен не только от *P. schreberi*, но и от остальных мхов группы. Данную особенность и отражает *ДС*. Двусторонний коэффициент позволяет вычленить также *Dicranum scoparium* — вид с более узкой при сравнении с *P. schreberi* и *H. splendens* амплитудой по увлажнению.

Экологическая специфика *Dicranum polysetum*, как вида сравнительно влаголюбивого, гораздо яснее отражается с помощью *ДС* (на площадках в 0.1 м² уже оба значения *ДС* достоверно отрицательны). Как видно из табл. 2, Б, коэффициенты *r* и *C* не дают в этом случае определенных результатов (значимо не отличаются от нуля).

Таким образом, первая предварительная апробация показывает, что двусторонний коэффициент сопряженности может быть использован и по крайней мере в ряде случаев имеет некоторые преимущества. Коэффициент дает характеристики видов, которые хорошо согласуются с имеющимися о них сведениями и дополняют их. Он может быть использован для изучения связи между видами и их сравнительной экологии. Двусторонний коэффициент неплохо отражает различия в «прямой» и «обратной» связях между видами. При определенной организации материала он может характеризовать каждый из видов с двух сторон: 1) зависимость изучаемого вида от других и 2) влияние этого вида на прочие виды. Ни один из применявшихся ранее односторонних усредненных коэффициентов не обеспечивает подобную характеристику. С помощью двухсторонней характеристики видов достигается более детальная и четкая разбивка их на плеяды. Кроме того, коэффициент позволяет выявить связь между видами и в тех случаях, когда другие коэффициенты ее не показывают, а матрица 2×2 явно свидетельствует о наличии зависимости. Но, конечно, новый коэффициент не может заменить редуцированный коэффициент корреляции, особенно в тех случаях, когда экологическая специфика клетки *d* отсутствует. Редуцированный коэффициент необходим, например, при изучении сопряженности двух различных признаков одних и тех же объектов.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Ипатов В. С., С. Г. Аверинцева. (1967). Об условиях произрастания сфагнов и зеленых мхов в заболоченных ельниках. Докл. Высш. школы. Биол. науки, 3. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Миркин Б. М., А. В. Денисова. (1970). Случай неправильного использования формулы Бравэ и Пирсона для расчета межвидовой сопряженности. Бот. ж., 55, 1. — Миркин Б. М., А. В. Денисова, В. А. Гаврилова. (1970). Об экологической, биологической и фитоценотической интерпретации межвидовых сопряженностей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Миркин Б. М., Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. (1972). Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД). Тез. докл. I Всес. конф.: Растительность речных пойм, Уфа. — Bray J. R. (1956). A study of mutual occurrence of plant species. Ecology, 37, 1. — Dice L. R. (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. Ecology, 26, 3. — Fager E. W. (1957). Determination and analysis of recurrent groups. Ecology, 38, 4. — Iversen J. (1954). Über die Korrelationen zwischen den Pflanzenarten in einem grünlandischen Talgebiet. Vegetatio, 5—6.

Ленинградский государственный университет.

Получено 25 IV 1973.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.998 (517)582.998

С. Ю. Липшиц

НОВЫЙ ВИД РОДА *SAUSSUREA* ИЗ МОНГОЛИИ

S. LIPSCHITZ. GENERIS *SAUSSUREA* SPECIES NOVA E MONGOLIA

S. YU. LIPSCHITZ. NEW SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* FROM MONGOLIA

Описывается своеобразный новый вид — *Saussurea catharinae* Lipsch. с юга Монгольской Народной Республики. Вид относится к секции *Laguranthera* (C. A. Mey.) Lipsch.

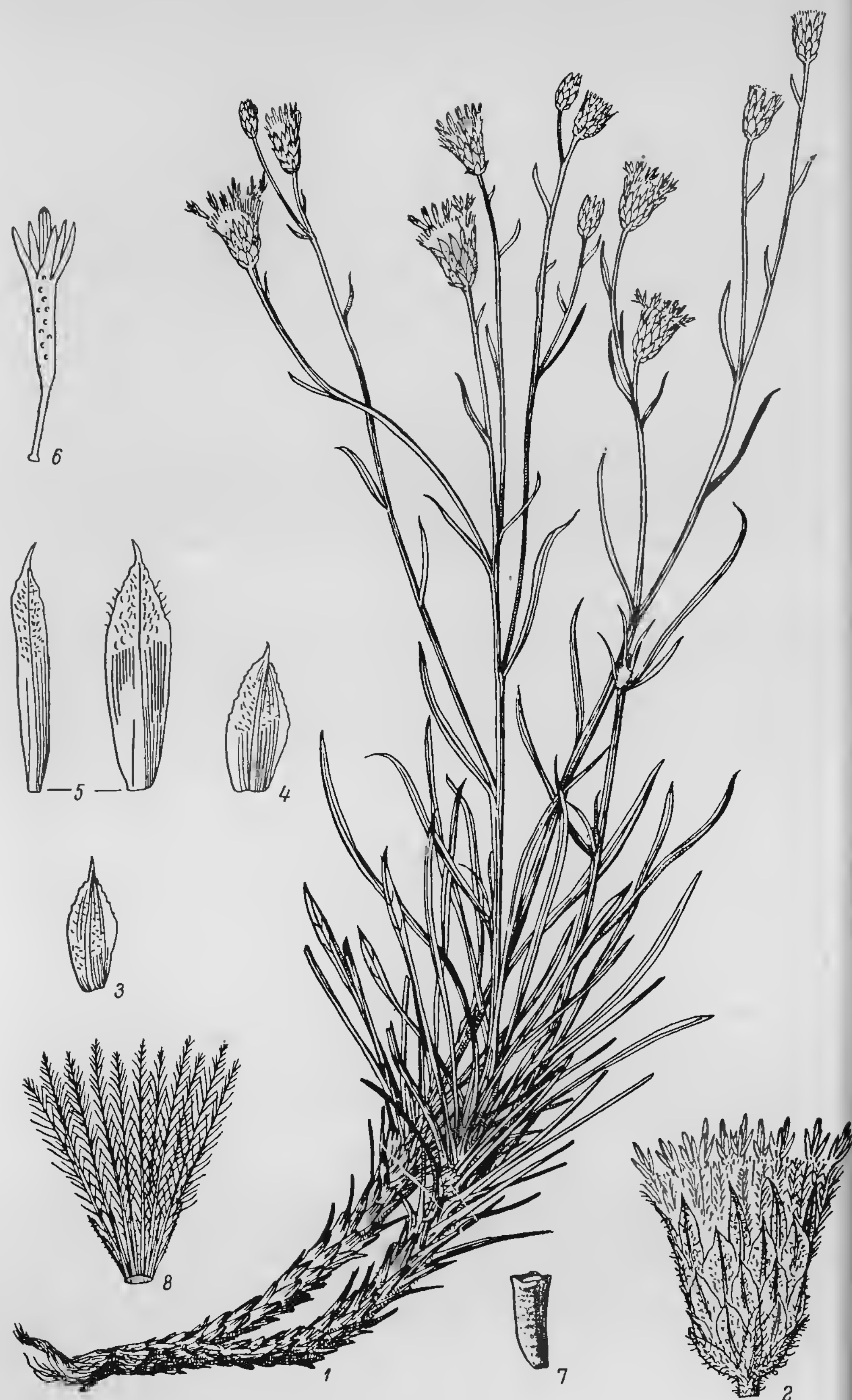
Даже в относительно хорошо изученной флоре Монголии все же постоянно обнаруживаются интересные новинки. К ним относится любезно переданный нам для определения Е. И. Рачковской вид рода *Saussurea*, оказавшийся новым для науки. Привожу его описание (см. рисунок).

Saussurea catharinae Lipschitz sp. nov. (Sect. *Laguranthera* (C. A. Mey.) Lipsch.). Radix lignosa in sectione longitudinali fibrosa, milticeps. Caules rigidi numerosi, (20) 25—30 cm alti, tenues, nunc erecti nunc vix curvati, sulcato-angulati, pubescentes, aequabiliter foliosi, ramosi, ramulis calathidiis solitariis vel corymbis paucis terminatis, vetusti in parte basali diu persistentes et hic residuis induratis foliorum annorum praeteritorum imbricatis dense vestiti. Folia linearia angustissima 2—4 mm lt., apice acuminata saepe mucronulato-cartilaginea, semper integerrima margine in sicco interdum retroflexa, lucida sub lente puberula, nervo medio stramineo valde prominente; folia basalia longiora 5—10 cm lg. basi in vaginas breves dilatata, caulina gradatim deminuta, suprema filiformia. Calathidia numerosa cylindracea mediocria. Involucri phylla imbricata, 5—6-serialia, atropurpurea, pubescentia, exteriora et media ovata, interiora oblonga, omnia apice breviter acuminata. Flores in sicco lilacini. Antherarum caudae floccoso-lanatae. Achenia immatura ut videtur 4-gona. Pappus niveo-albus, biserialis setis exterioribus brevioribus scabridis caducis, interioribus longioribus persistentibus plumosis. Receptaculum paleaceum, paleis brevibus non densis.

Typus: Mongolia. In fissuris rupium montium Segs-Zagan-Bogdo, 19 VII 1973, n° 2736. Leg. E. A. Isatschenko et E. I. Raczkovskaja (LE).

Species nova mirabilis ab omnibus speciebus sectionis *Lagurantherae* residuis induratis imbricatis foliorum annorum praeteritorum in parte inferiore caulis dense vestitis, foliorum forma et pubescentia, receptaculi paleis brevioribus et non densis etc. distinctissima.

Saussureae petrovii Lipsch. vix affinis est, sed ad ea foliis integerrimis subtus non tomentosis, inflorescentiae charactere, involucri phyllis atropurpureis primo aspectu optime differt.



Saussurea catharinae Lipsch.

1 — habitus; *2* — calathidium, ×3; *3* — involucri phyllum exterius, ×5; *4* — involucri phyllum medius, ×5; *5* — involucri phylla interia, ×5; *6* — flos, ×5; *7* — achenium immaturum, ×10; *8* — pappus, ×5.

Nomen specificum ad honorem collectoris Ecatherina Raczkovskaja datum.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 IV 1974.

УДК 576.16 : 582.71 (479)582.734

Т. И. Заиконникова

НОВЫЙ ВИД РЯБИНЫ НА КАВКАЗЕ

T. I. ZAIKONNIKOVA. NEW SPECIES OF THE GENUS *SORBUS* L. FROM THE CAUCASUS

Нами был обнаружен новый вид рябины, относящийся к ряду *Subfuscae* Zinserl. Во «Флоре СССР» (Цинзерлинг, 1939) к этой группе рябин отнесено семь видов. Спустя почти 20 лет Э. Ц. Габриэлян (1958), обрабатывая рябины Кавказа, сохранила в этой группе без изменения только *S. colchica* Zinserl., а четыре других вида (*S. albovii* Zinserl., *S. subtomentosa* (Alb.) Zinserl., *S. velutina* (Alb.) C. K. Schneid. и *S. buschiana* Zinserl.) отнесла к *S. subfusca* (Ledeb.) Boiss. в качестве синонимов.[1] Изучение коллекций ряда гербарных хранилищ в Ленинграде, Москве и на Кавказе, а также мои исследования в местах естественного произрастания кавказских рябин привели меня к выводу, что столь большое расхождение во взглядах объясняется в значительной степени недостаточной изученностью ряда *Subfuscae*. В частности, описываемый в этой статье *S. fedorovii* (см. рисунок), которого не заметили Цензерлинг и позднейшие исследователи, был одной из причин путаницы в понимании объема *S. subfusca*. Широко распространенный на Кавказе, этот вид часто встречается в гербарных коллекциях под чужими названиями. «Нерасшифрованность» этого вида мешала правильному пониманию видов ряда *Subfuscae*, так как часть его признаков автоматически переносилась на эти виды.

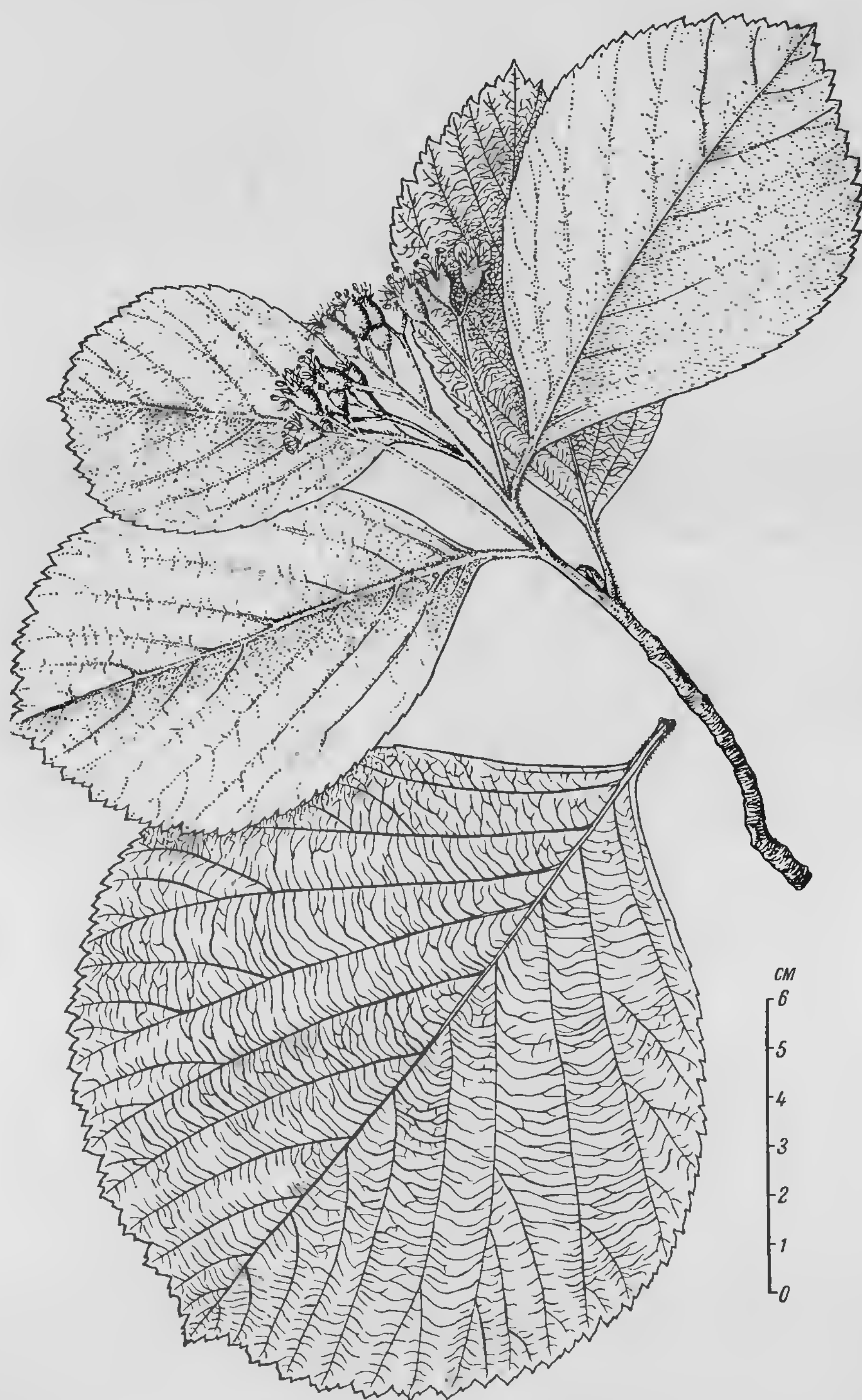
Sorbus fedorovii Zaikonn. sp. nov. — *S. subfusca* auct. non Boiss.: Габр. 1958, Тр. Бот. инст. АН АрмССР 11:89, p. p.

Frutex erectus vel arbuscula 5—10 m alt. Gemmae 7—9 mm lg. Folia 8—10 cm lg. et 6—8 cm lt. vel majora (9.5—13 cm lg. et 7—9 cm lt.), late et orbiculari-elliptica, sed plerumque obovata, apice acutiuscula, basi cuneata vel rotundato-cuneata, rarius rotundata vel retusa, margine supra medium duplicato-dentata, dentibus acuminulatis, primariis cā. 3 mm alt., a latere superiore convexis concavisve integerrimis, rarius denticulo donatis, a latere inferiore denticulatis, subtus tomentosa albida vel subgrisea, nervis lateralibus 9—10; petiolus tomentellus, plerumque 10 mm lg. (ramuli fertilis 9—13, sterilis 8—10 mm lg.). Inflorescentia ramosa multiflora tomentosa, pedicellis tomentellis 2—8 mm lg. Flores albi, cā. 15 mm in diam. Calyx tomentosus ablidus cā. 7 mm lg., dentibus acute triangularibus, utrinque tomentosis, cā. 3 mm lg., fructificatione deciduis. Petala 5—6 mm lg. et 4—5 mm lt. Stamina 20, epipetala 4—5, episepala 3, intermedia 5—6 mm lg. Styli 2. Fructus maturi atro-rubri, basi lenticellati, 14—18 mm lg. et 10—13 mm lt., ellipsoidei et late ellipsoidei, dulces succosi. Semina 8—9 mm lg. et 4—5 mm lt. aquila.

T y p u s: Ossetia Australis, Ermani, in latere sinistro angustiae fl. Bolschaja Liachva, prope pagum Schavlochovo, 13 VII 1938, defl., fr. immat., I. I. Abramov (LE).

---

[1] *S. schemachensis* Zinserl., который был отнесен Цинзерлингом к ряду *Subfuscae*, позже был включен в другой ряд.



Sorbus fedorovii Zaikonn. (по экз.: Юго-Осетия, Эрмани, левый борт ущелья р. Большая Лиахва, 13 VII 1938, И. И. Абрамов, тип!).

Affinitas. Species nostra *S. buschianae* et *S. velutinae* affinis, sed a priore follis majoribus (9.5—13 cm lg. et 7—9 cm lt., non 8—9 cm lg. et 5—7.5 cm lt.) ad ramos fertiles basi cuneatis rotundatisve (non tantum rotundatis), margine plerumque duplicato-dentatis, dentibus primariis cā. 3 mm alt. (non 3—5 mm) apiculatis (non acuminatis), secundariis paucis (non multis denticulis auctis), inflorescentia semper tomentosa (non glabra et interdum tomentella), calycibus et fructibus juvenilibus semper tomentosis (non glabris interdum tomentellis) differt. *S. velutina* a specie nostra foliis subtus densissime tomentosis, petiolis valde pubescentibus brevissimis 5 (7) mm lg. (non 9—13 mm lg.), ramis inflorescentiae brevioribus densissime pubescentibus differt. Species nostra a *S. graeca* (Spach) Hedl. (series *Graecae*) dentibus calycinis fructificatione deciduis differt.

Habitat in montibus Caucasi 1600—2000 m s. m. ad limitem superiorem silvarum.

Nomen specificum in honorem botanici cl. An. A. Fedorovii investigatoris florae Caucasi dedi.

Паратипы (paratypi). РСФСР, Краснодарский край: гора Фишт, 16 VIII 1972, незр. пл., П. Анисимов и Л. С. Немирова (LE); верх. р. Псезуапсе, 19 VI 1895, мол. пл., В. И. Липский (LE); гора Аибга, 2 VI 1925, цв., В. В. Штеуп (LE); там же, 13 IX 1971, пл., Т. И. Заиконникова (LE). — Ставропольский край: [Теберда], верх. р. Бадук, 1 IX 1945, пл., А. С. Шхиян, Л. М. Кемулярия-Натадзе, О. А. Капеллер (TBI).— Дагестан: между Кодорским перевалом и сел. Хупро, 18 VII 1904, незр. пл., Н. А. Буш (LE); от Тляриты до Тляндала, 1 VII 1914, незр. пл., Млокосевич (МГПИ); по р. Уссухчай, близ сел. Мегри, 2 VIII 1898, вег., Ф. Н. Алексеенко (LE). — Грузия, Абхазия: [Гагринский хр.], гора Бюшха, уроч. Демпера, (4) 17 VIII 1905, мол. пл., Ю. Н. Воронов (TBI); Гагринский хр., пастб. Ацхун, 14 IX 1946, пл., А. А. Колаковский, В. С. Яброва (Сух.); гора Арбика, VI 1889—1892, цв., Н. М. Альбов (TBI); Бзыбский хр., уроч. Япсху, 28 VIII 1948, пл., Н. Пурцхванидзе, А. А. Колаковский, В. С. Яброва (TBI, Сух.); окр. сел. Дурипш, 31 VIII 1972, пл., Т. И. Заиконникова (LE); гора Дзышра, 28 VII 1935, пл., А. А. Колаковский (Сух.). — Рача: гора Хихата, 24 VIII 1968, пл., Р. И. Гагнидзе (LE). — Аджария: гора Гома, 18 VIII 1939, незр. пл., П. А. Мгалоблишвили (TGM); Арсианский хр., Хихатская крепость, 13 X 1961, пл., Г. С. Татишвили (Бат.); там же, 24 VII 1974, незр. пл., Т. И. Заиконникова (LE). — Верхняя Сванетия: сел. Адиши, 11 VIII 1963, пл., Д. А. Очиаури (TGM); сел. Гвенциши, 2 IX 1957, пл., М. Меликишвили (TGM); сел. Гвебра, по р. Мульхур, 12 VIII 1935, пл., А. Г. Долуханов (TBI). — Хевсуретия: сел. Рошка, 26 VIII 1971, пл., Д. А. Очиаури (TGM); сел. Хаду, 11 VIII 1959, пл., она же (TGM); верх. р. Пшавской Арагви, сел. Магаро, 17 VIII 1973, пл., она же (TGM). — Кахетия: Лагодехский заповедник, Куди-Горис мта, 21—22 VIII 1938, пл., А. Г. Долуханов (TBI); там же, 26 VI 1953, вег., Э. Ц. Габриэлян (ERE). — Азербайджан: Кусарский р-н., сел. Лезе, 20, 24—25 VIII 1935, пл., И. И. Карягин (ВАК); там же, 25 VIII 1973, пл., Т. И. Заиконникова, В. М. Прима (LE); сел. Кюзун, 2 VIII 1930, пл., А. Г. Долуханов, Г. Цатуров (ВАК); бывш. Нухинский у., сел. Гейнюк, 13 VII 1937, отцв., Р. Куценко (TBI, ВАК); ущ. Кельдек, между притоками р. Кюнгут, 18 IX 1915, вег., герб. Я. Медведева (TBI); хр. Канглы, ущ. р. Калакент, VIII 1902, отцв., Д. Сохиев (TBI).[1]

Изучение *S. fedorovii* на этом большом материале обнаруживает сравнительную стабильность его признаков. *S. fedorovii* — наиболее крупнолистный вид в ряду *Subfuscae*, но это свойство реализуется только в благоприятных условиях. В этих случаях его листья, разрастаясь в ширину, обычно

[1] Исследованные экземпляры хранятся в гербариях ботанических садов в Батуми (Бат.), Сухуми (Сух.), в Московском педагогическом институте (МГПИ), в институтах ботаники в Баку (ВАК), Еревана (ERE), Тбилиси (TBI), в музее Грузии в Тбилиси (TGM) и в Ботаническом институте в Ленинграде (LE).

сохраняют характерную для *S. fedorovii* обратнояйцевидную форму, войлок их с нижней стороны становится менее плотным и более темным. Эллиптическая форма листа у *S. fedorovii* встречается реже (образцы из окр. сел. Дуришш в Абхазии, хр. Канглы в Азербайджане и др.). В коллекции А. Г. Долуханова из Лагодех (около 30 образцов) можно обнаружить все переходы от типичной обратнояйцевидной формы листа к эллиптической. Клиновидное основание листа, по-видимому, наиболее характерно для восточной части ареала *S. fedorovii*, а в западной нередко и округлое основание. В засушливых условиях листья *S. fedorovii* мельчают, войлочное опушение снизу становится более плотным, почти белым. Поэтому бесплодные экземпляры *S. fedorovii* нередко принимаются за *S. graeca*.

ЛИТЕРАТУРА

Габриэлян Э. Ц. (1958). Кавказские представители рода *Sorbus* L. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 11. — Цинзерлинг Ю. Д. (1939). Подрод *Hahnia* Medik. Флора СССР, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 8 VII 1974.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.1 : 582.977

О. П. Камелина, М. С. Яковлев

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА В РОДЕ *MORINA* L.

O. P. KAMELINA, M. S. YAKOVLEV. DEVELOPMENT OF EMBRYO-SAC IN THE GENUS *MORINA* L.

Проведено эмбриологическое исследование двух среднеазиатских видов рода *Morina* L. — *M. kokanica* Regel и *M. lehmanniana* Bunge. В единственной завязи в анатропной семяпочке развивается зародышевый мешок, окруженный интегументальным тапетумом. Отмечена особая активность халазальной области зародышевого мешка, выражающаяся в образовании из антипод многоклеточных зародышеподобных структур; по-видимому, они играют активную роль в процессе созревания зародышевого мешка и экологически обусловлены.

Небольшой род *Morina* L., в составе которого имеется около 20 видов, относится к числу родов, положение которых в системе покрытосеменных не может считаться установленным. В различных системах и крупных флористических сводках этот род чаще включают в состав сем. *Dipsacaceae* (Hutchinson, 1959; Engler, 1964; Тахтаджян, 1966), но иногда выделяют в отдельное сем. *Morinaceae*, что впервые обосновал Ван Тигем (Tieghem, 1909). Это связано в первую очередь с тем, что специальных исследований по систематике *Morina* нет, да и литература по роду вообще довольно бедна, хотя уже накоплен ряд важных данных по морфологии и эмбриологии (Tieghem, 1909; Doll, 1927; Erdtman, 1945; Винокурова, 1959; Vijayaraghavan a. Sarveshwari, 1968). Между тем род *Morina* крайне интересен, так как по морфологическим признакам он вместе с родом *Triplostegia* Wall. ex DC. объединяет в известной мере *Valerianaceae* и *Dipsacaceae*, а по ряду признаков может быть сравнен лишь с *Calyceraceae*. Кроме того, интересен и ареал рода — восточносредиземноморско-гималайско-китайский (от Греции до Центрального Китая) с максимумом разнообразия видов в Юго-Западном Китае.

В СССР имеется 4 вида этого рода, произрастающих только в горах Средней Азии (Бобров, 1957). Они представляют две секции из четырех, которые различаются в этом роде, причем 2 вида — высокогорные, а 2 — среднегорные.

Сведения по эмбриологии видов *Morina* до сих пор неполны и во многом противоречивы. Они ограничиваются работами, сделанными на материале единственного вида — гималайского *M. longifolia* Wall. ex DC. Балицка-Ивановска впервые дала краткое описание строения его семяпочки и зародышевого мешка (Balicka-Iwanowska, 1899). Долль, подробно исследовавший строение соцветия и элементов цветка, очень кратко охарактеризовал строение зародышевого мешка, а также начальные стадии развития эндосперма (Doll, 1927). В последнее время эмбриология этого вида была более подробно изучена индийскими эмбриологами (Vijayarag-

havan a. Sarveshwari, 1968); ими была сделана также попытка определения систематического положения *M. longifolia*.

Сведений по эмбриологии других видов рода нет, не считая краткого сообщения о строении зрелого зародышевого мешка и наличии двойного оплодотворения у *M. lehmanniana* Bunge (Камелина, 1973).

Этот род для эмбриологов представляет интерес уже тем, что у его представителей зародыши бесхлорофильные, в то время как у всех *Dipsacaceae* — зародыши зеленые. Наличие же или отсутствие хлорофилла в зародыше — весьма важный систематический и филогенетический признак (Яковлев, 1969; Яковлев и Жукова, 1973).

Настоящая работа посвящена изучению гаметоцитогенеза и развития зародышевого мешка у двух среднеазиатских видов рода — *M. kokanica* и *M. lehmanniana*. Оба эти вида относятся к типовой секции рода — sect. *Morina* (=sect. *Diotocalyx* DC.).

Morina kokanica Regel — крупное многолетнее растение, до 60—100 см высоты, с большими, почти цельными блестящими листьями, собранными на стеблях в мутовки по 4, и с мощным мутовчатым соцветием из цветков с ярко-розовыми или ярко-розовыми с белыми длинными трубками венчиками. Этот вид довольно обычен в Западном Тянь-Шане от Сырдарьинского Каратау и Машаттау до Кураминского хребта и очень редок в Западной части Зеравшанского хребта, где появляется после большого перерыва. Растение это типично среднегорное; оно входит в состав группировок шибляка (*Amygdalus petunnikowii* Litv., *Cerasus erythrocarpa* Nevski, *C. tianschanica* Pojark.) и особенно в ксерофитные варианты разреженных арчевников из *Juniperus seravschanica* Kom., где образует крупные куртины, похожие на цветники. Ближайшим к нему видом является, видимо, описанный по единственному экземпляру *M. subinermis* Boiss. из Передней Азии; но оба вида довольно близки к типу рода — *M. persica* L., виду, с наиболее обширным ареалом в роде, хотя и резко дизъюнктивным (от Греции до Средней Азии и Гималаев).

M. lehmanniana Bunge — крупное растение, 50—70 см высоты, с сильно колючими листьями по 4—6 в мутовках и с мутовчатыми соцветиями из ярких лимонно-желтых цветков. Растет этот вид в высокогорьях (реже в среднегорьях) всего Памиро-Алая, обычно на осыпях или каменистых россыпях по гребням хребтов, на перевальных площадках; как правило, он является эдификатором своеобразных группировок первопоселенцев на этих участках и крайне редко входит в сформированные сообщества степного типа. Ближайшим к нему видом является пригималайско-гималайский *M. coulteriana* Royle.

Материал для исследования был собран в местах естественного произрастания видов: на перевале Анзоб в Гиссарском хребте на высоте 3360 м над ур. м. (Таджикистан), где *M. lehmanniana* образует небольшие заросли по полузакрепленным осыпям и в средней части ущелья Кошмансай в бассейне р. Акбулак на высоте 1800—2000 м (Узбекистан), где *M. kokanica* является эдификатором микрогруппировок полян в разреженных арчевниках. Дополнительно материал по *M. kokanica* был собран в интродукционном питомнике травянистых растений Средней Азии Ташкентского ботанического сада АН УзССР. Для фиксации использовался FAA. Дальнейшая обработка его проводилась в лаборатории эмбриологии Ботанического института АН СССР (Ленинград). Препараты готовились по общепринятой цито-эмбриологической методике. Окраска производилась различными красителями: генциан-виолетом с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле, по Ньютону, кислым фуксином, по Фёльгену, с подкраской гематоксилином, по Эрлиху, или алциановым синим; пикроиндигокармином, по Аксенову, и проционовыми красителями, по Иванову и Литинской.

У *M. kokanica* и *M. lehmanniana* в завязи развивается одна однопокровная, тенуинуцеллятная анатропная семяпочка на коротком фуникулюсе. Семяпочка, с нашей точки зрения, представляет собой конечное звено в конусе нарастания цветочного побега, где происходят такие наиболее существенные этапы онтогенеза, как переход от дипло- к гаплофазе и образование женских гамет. Морфологическая и функциональная перестройка семяпочки идет в направлении дифференциации клеток нуцеллуса, в котором одна из меристематических клеток, как правило, субэпидермальная, становится мейоцитом, что связано с особенностями ее развития, резко отличными от окружающих клеток (Яковлев, 1951). Из мейоцита (рис. 1, *1*) образуется линейная тетрада клеток, названных нами гаметоцитами (Яковлев, 1973; Чабан и Яковлев, 1974) (рис. 1, *2*). Халазальный гаметоцит — клетка более крупная и продолжает развиваться, в то время, как 3 верхних постепенно дегенерируют и отмирают (рис. 1, *2—4*). Это обусловлено самим ходом гаметоцитогенеза, в процессе которого первая перегородка закладывается высоко, образуя 2 неравные клетки. После второго деления халазальный гаметоцит остается более крупной клеткой, с большим содержанием цитоплазмы и несколько более крупным ядром, чем у остальных сестринских клеток тетрады (рис. 1, *2*). Из халазального гаметоцита, который к моменту первого деления ядра значительно увличивается в размерах и вакуолизируется (рис. 1, *3*), развивается зародышевый мешок нормального типа — гаметангий. Митотические деления ядер в гаметангии происходят синхронно, что позволяет наблюдать последовательные ценоцитные фазы его развития (рис. 1, *4—6*). К этому времени клетки нуцеллуса дезинтегрируют, сохраняясь лишь в халазальной части (рис. 1, *5*). Клетки внутреннего эпидермиса интегумента, соприкасающиеся с гаметангием, образуют интегументальный тапетум, который четко выделяется в семяпочке при окраске всеми использованными нами красителями. Клетки его содержат густую цитоплазму и крупные ядра, оболочки их со стороны зародышевого мешка кутинизированы. На более поздних стадиях развития зародышевого мешка 6—7 слоев клеток интегумента, примыкающих к интегументальному тапетуму, при окраске проционовыми красителями, как и клетки последнего, окрашиваются в интенсивный фиолетовый цвет, что говорит о наличии большого количества белковых соединений в их цитоплазме; в то же время остальные клетки интегумента показывают присутствие только зерен крахмала и бедны цитоплазмой.

Зародышевый мешок у исследованных видов имеет характерную форму: на более раних стадиях — с расширенной микропилярной и суженной удлиненной халазальной частями (рис. 1, *5—6*), а по мере его роста микропилярная часть также вытягивается и зародышевый мешок приобретает веретеновидную форму (рис. 3, *1*, *2*). Вполне сформированный зародышевый мешок имеет яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, центральную клетку с двумя полярными ядрами и 3 антиподы (рис. 1, *7*). К моменту оплодотворения он разрастается и достигает довольно крупных размеров — 28×8 мкм (рис. 3, *1—2*). К этому же времени происходит и дифференциация его элементов. Яйцеклетка приобретает грушевидную форму с уплощенным основанием; синергиды крупные, с удлиненными базальными концами, подходящими к самому микропиле. Развитие зародышевых мешков у обоих видов идентично, но у *M. kokanica* зрелые зародышевые мешки отличаются бóльшими размерами яйцеклетки и синергид (рис. 3, *1—2*). Кроме того, у *M. kokanica* полярные ядра сливаются довольно рано, в то время как у *M. lehmanniana* полного объединения полярных ядер часто не происходит до самого оплодотворения (рис. 3, *1*). Ядро центральной клетки располагается у обоих видов под яйцевым аппаратом в густой цитоплазме. Цитоплазма центральной клетки и яйцеклетки содержит большое количество крахмала, что особенно четко проявляется при окраске препаратов проционовыми красителями и генциан-виолетом (рис. 3, *2*).

Несколько более подробно остановимся на образовании и развитии антипод у исследованных видов. Эти процессы на примере *M. longifolia* изучались разными авторами, но были получены противоречивые результаты. Между тем этот признак, как и любой эмбриологический признак, имеет систематическое значение.

Еще Балицка-Ивановска (Balicka-Iwanowska, 1899), кратко описав строение семяпочки и зародышевого мешка *M. longifolia*, указала, что в его основании находятся 3 четко выраженных антиподы, которые делятся

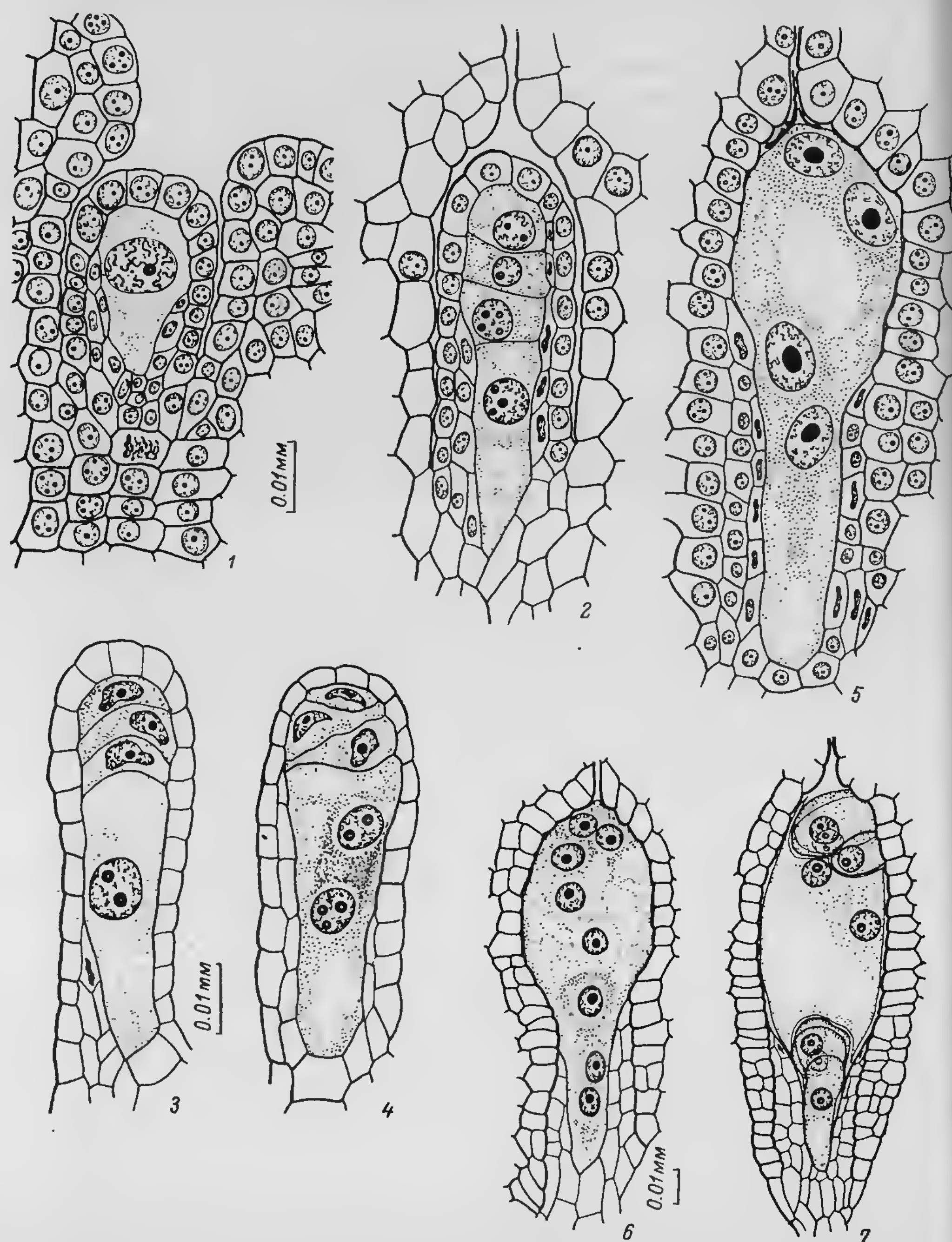


Рис. 1. Гаметоцитогенез и развитие зародышевого мешка у *Morina lehmanniana.*

1 — мейоцит; *2—3* — линейная тетрада гаметоцитов; халазальный гаметоцит становится материнской клеткой зародышевого мешка — гаметангия; *4—6* — ценоцитная фаза развития зародышевого мешка: *4* — 2-ядерный, *5* — 4-ядерный, *6* — 8-ядерный зародышевый мешок; вокруг микропилярной и халазальной групп ядер концентрируется цитоплазма; *7* — сформированный семиклеточный зародышевый мешок.

и располагаются над удлиненными клетками халазального района семяпочки и сохраняются довольно долго. На рисунках, приведенных в ее работе, зародышевые мешки характерной веретеновидной формы, а разделившиеся антиподы изображены в виде цепочи клеток (Balicka-Iwanowska,

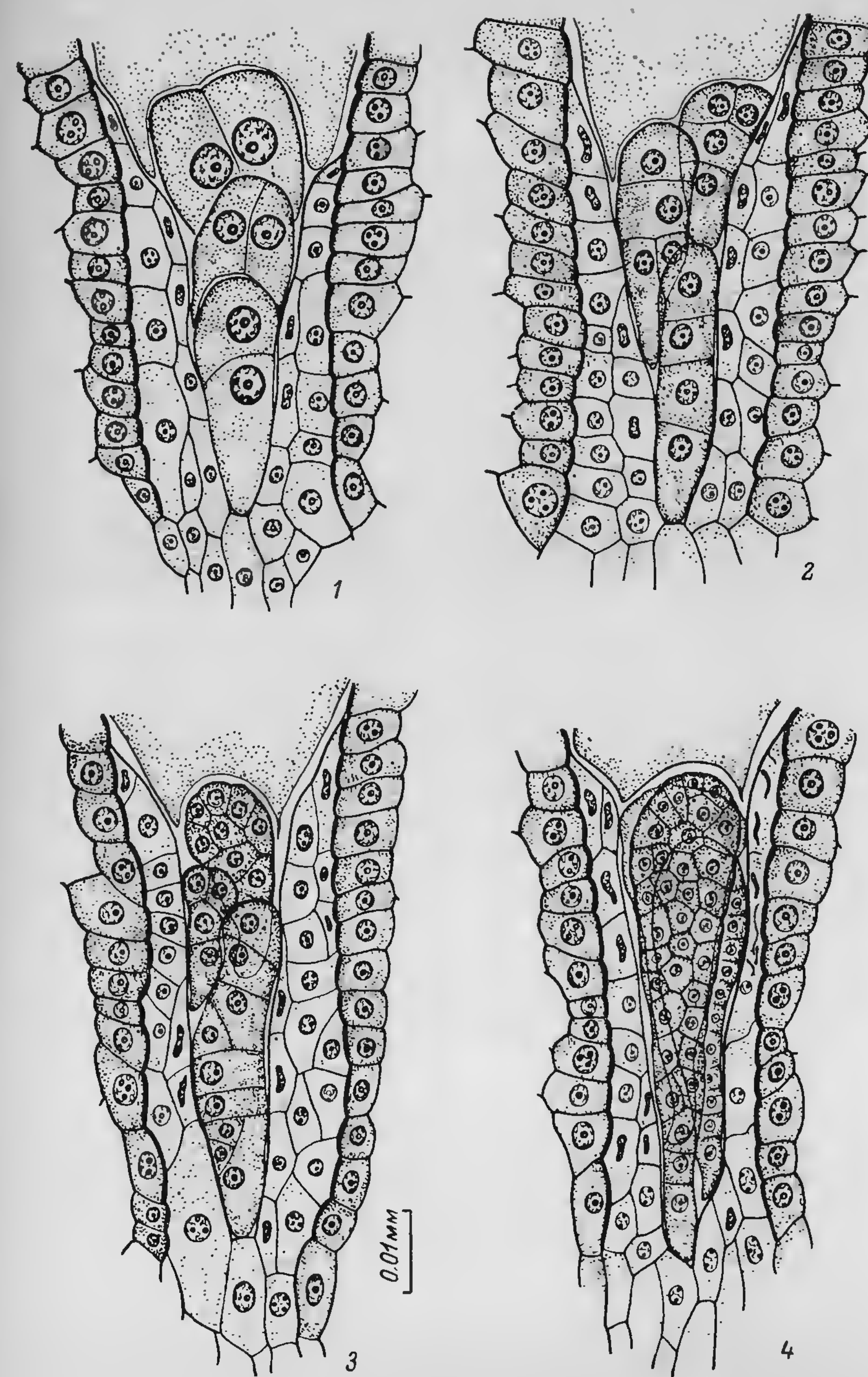


Рис. 2. Развитие антипод у *Morina lehmanniana* (*3*, *4*) и *M. kokanica* (*1—2*).

1 — халазальная часть сформированяого зародышевого мешка с тремя двуклеточными антиподами; *2—4* — халазальная часть зародышевого мешка с многоклеточными зародышеподобными структурами, возникшими из антипод (*4* — в зрелом зародышевом мешке).

1899, табл. IX—X, рис. 62, 63, 64). Долль (Doll, 1927) в описании зародышевого мешка *M. longifolia* также указывает на многократно разделившиеся антиподы. На рисунке в его работе они изображены также в виде цепочки клеток (Doll, 1927, рис. 108, 109). Однако М. Вийджаярагхаван и Г. Сар-

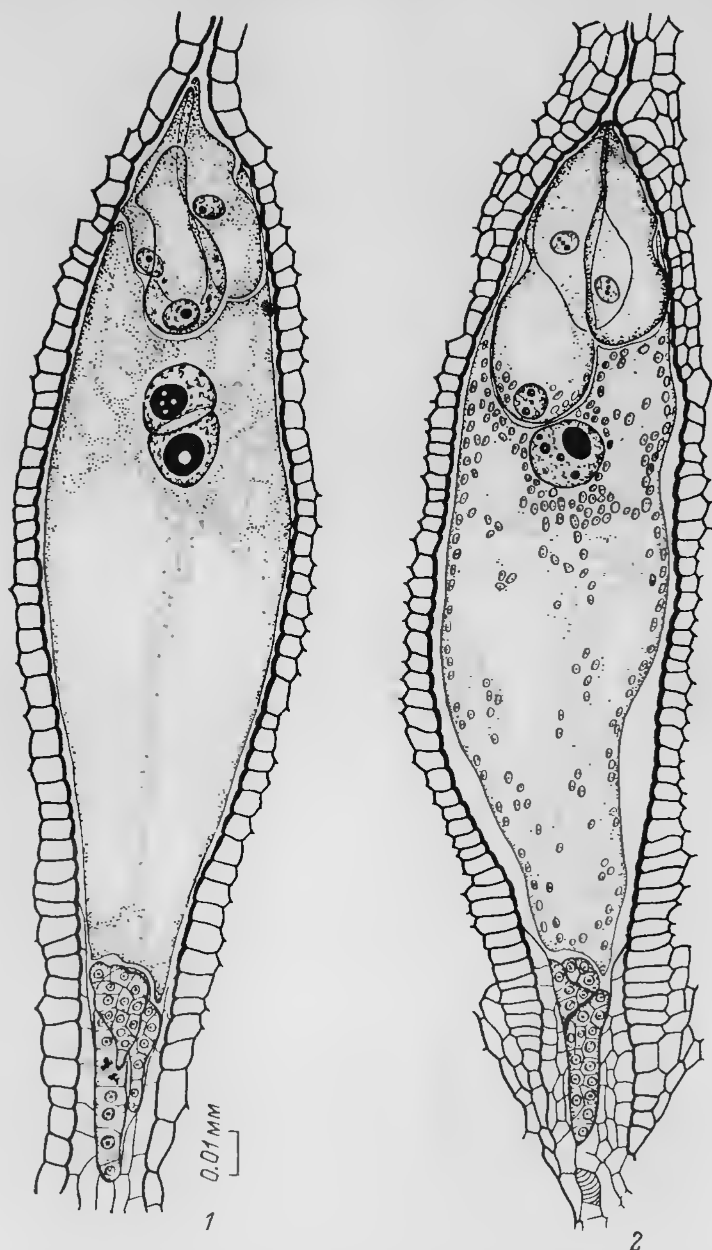


Рис. 3. Зрелые зародышевые мешки *Morina lehmanniana* (*1*) и *M. kokanica* (*2*).

Цитоплазма центральной клетки и яйцеклетки заполнена зернами крахмала.
1 — окраска, по Фёльгену, с подкраской гематоксилином Эрлиха; *2* — окраска генциан-виолетом, по Ньютону, выявляющая крахмал.

вешвари в своей работе по эмбриологии *M. longifolia* при описании развития зародышевого мешка указывают, что образовавшиеся 3 антиподы весьма эфемерны, не дробятся и дегенерируют до оплодотворения. На их рисунках зародышевые мешки изображены с более округлой халазальной частью, а антиподы в виде клеточных образований различной конфигурации (Vijayarghavan a. Sarveshwari, 1968 : 393, рис. 5). В то же время, авторы отмечают, что на 4—8-ядерной стадии развития зародышевого мешка

клетки нуцеллуса, лежащие под ним, становятся густоплазменными и являются гипостазой. После оплодотворения они дробятся, образуя глобулярную массу, которая вдается внутрь зародышевого мешка. «На медианных срезах эти клетки кажутся раздробившимся антиподальным комплексом» (стр. 398). К сожалению, рисунков этих образований авторы не приводят.

Мы провели тщательное исследование, используя разные красители для выявления структур зародышевого мешка и окружающих его тканей, и пришли к следующим выводам.

Уже на 4-ядерной стадии зародышевый мешок приобретает характерную форму: он имеет узкий удлиненный халазальный конец (рис. 1, *5*). Клетки нуцеллуса, окружающие его, мелкие, бедны содержимым и постепенно дезинтегрируют. Клеток, которые бы выглядели иначе, чем все остальные клетки нуцеллуса, за счет уплотнения цитоплазмы и увеличения их ядер, ни на этой стадии, ни на более поздних обнаружить не удалось. Более того, не наблюдалось и роста или деления этих клеток. В зародышевых мешках в процессе их развития также не наблюдалось признаков депрессии халазального конца, ведущей к раннему исчезновению антипод. Напротив, все ядра 4—8-ядерного зародышевого мешка выглядят одинаково жизнеспособными (рис. 1, *5*, *6*). На 8-ядерной стадии они образуют микропилярную и халазальную группы; 3 ядра последней проникают в узкий конец зародышевого мешка (рис. 1, *6*), где и образуются 3 клетки антипод (рис. 1, *7*). Как правило, они располагаются в определенном порядке: две рядом и третья под ними, заполняя узкий халазальный конец зародышевого мешка. Ядра их крупные, цитоплазма на этой стадии вакуолизована (рис. 1, *7*). Затем антиподы делятся (рис. 2, *1*) и приобретают характер многоклеточных недифференцированных зародышеподобных структур (рис. 2, *2—4*; рис. 3, *1—2*). Клетки многоклеточных антипод имеют всегда густую цитоплазму и очень тонкие оболочки, при любой окраске они резко отличаются от клеток нуцеллуса. На стадии созревания зародышевого мешка они окрашиваются так же, как и клетки интегументального тапетума, обнаруживая наличие большого количества белковых веществ в цитоплазме. Антиподальные образования весьма жизнеспособны и начинают дегенерировать лишь к моменту заполнения всей полости зародышевого мешка клетками эндосперма. Следует отметить, что при использовании красителей, которые не прокрашивают клеточных оболочек и не позволяют четко выявить халазальный конец зародышевого мешка, многоклеточные антиподы можно принять за структуры, образовавшиеся в ткани нуцеллуса; в связи с этим возможны ошибки в описании формы зародышевого мешка и в объяснении происхождения данных структур.

Надо сказать, что дробление антипод у представителей покрытосеменных — явление довольно редкое, присуще лишь немногим семействам, и природа его до сих пор неясна (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1964; Davis, 1966). Особенно характерно оно для злаков, некоторых сложноцветных и мареновых, у которых из антипод иногда образуются зародышеподобные структуры (Afcelius, 1924; Chiarugi, 1927; Александров и Александрова, 1946, 1952; Narayanaswami, 1953; Яковлев и Солнцева, 1965, и др.). Как отмечали В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1952), образование многоклеточных антиподальных структур чаще свойственно видам, в семяпочках которых отсутствует интегументальный тапетум. Однако у видов *Morina*, как показано выше, последний четко выражен, и в то же время образуются антиподальные зародышеподобные структуры, которые функционируют продолжительное время. Антиподальные структуры у исследованных нами видов, по-видимому, играют активную роль в процессе формирования и созревания зародышевого мешка, выполняя наряду с интегументальным тапетумом функцию питания. В пользу этого свидетельствует следующий факт: непосредственно к узкому халазальному концу зародышевого мешка, где расположены многоклеточные антиподы, из основания семяпочки в ее халазальном районе подходят тяжи, состоя-

щие из удлиненных клеток; в последних на стадии зрелого зародышевого мешка появляются сосудистые элементы. Образование такого мощного аппарата, выполняющего функцию питания, очевидно, связано с необходимостью накопления максимального количества питательных веществ в зародышевом мешке к моменту оплодотворения и для дальнейшего развития зародыша и эндосперма и, вероятно, экологически обусловлено. Возможно, что подобные структуры наряду с другими структурами, обеспечивающими ускоренное развитие многочисленных и крупных семян, являются одним из приспособлений, создающих «эфемероидный» (после цветения) ритм развития монокарпических побегов в условиях продолжительного жаркого и засушливого лета в горах Средней Азии.

Таким образом, на основании полученных нами и литературных данных можно сделать заключение, что для ряда *Morina* характерны следующие особенности: развитие в завязи одной однопокровной тенуинуцеллятной анатропной семяпочки, в нуцеллусе которой дифференцируется один мейоцит; гаметоцитогенез завершается образованием линейной тетрады; зародышевый мешок — гаметангий — развивается из халазального гаметоцита, окружен интегументальным тапетумом. Характерной чертой зародышевого мешка является особая активность халазальной области, выражающаяся в образовании из антипод многоклеточных зародышеподобных структур, несомненно, играющих важную роль в процессе его созревания. Эфемерность антипод нами не подтверждается.

Дальнейшее сравнительное изучение эмбриональных процессов у представителей сем. *Morinaceae* и *Dipsacaceae* позволит выявить специфику и характерные черты эмбриональных структур обоих семейств.

Авторы искренне благодарны Р. В. Камелину за сбор и фиксацию материала.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1946). Об антиподах и зародышевом мешке. Бот. ж., 31, 6. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1952). К физиологии зародышевого мешка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 3. — Бобров Е. Г. (1957). Сем. *Morinaceae*. Флора СССР, XXIV. — Винокурова Л. В. (1959). Палинологические данные к систематике семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Пробл. бот., 4. — Камелина О. П. (1973). К эмбриологии *Morina lehmanniana* Bunge. В кн.: Половой процесс и эмбриогенез. Матер. Всес. симпоз. по эмбриол. растений. М. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Чабан И. А. и М. С. Яковлев. (1974). Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Бот. ж., 59, 1. — Яковлев М. С. (1951). О некоторых характерных чертах морфогенеза у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 1. — (Яковлев М. С.) Yakovlev M. S. (1969). Embryogenesis and some problems of phylogenesis. Rev. cytol. et biol. végét., 32. — Яковлев М. С. (1973). Основные типы эмбрионального развития высших растений. В сб.: Эмбриология покрытосеменных растений. Кишинев. — Яковлев М. С. и Г. Я. Жукова. (1973). Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем. — Яковлев М. С. и М. П. Солнцева. (1965). Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Afcelius K. (1924). Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta Hort. Bergiani, 8 (7). — Balicka-Iwanowska G. P. (1899). Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certaines Gamopétales. Flora, 86. — Chiarugi A. (1927). Richerche sulla embriologia dell'*Asteraceae*. Nuovo giorn. bot. ital., 34. — Davis G. L. (1966). Embryology of the Angiosperms. — Doll W. (1927). Beiträge zur Dipsaceen und Dipsaceen-ähnlicher Pflanzen. Bot. Arch., 17. — Engler A. (1964). Syllabus der Pflanzenfamilien, II (*Angiospermae*). — Erdtman G. (1945). Pollen morphology and plant taxonomy. III. *Morina* L. with an addition on polenmorphological terminology. Svensk. Bot. Tidskr., 39, 2. — Eunus A. M. (1950). Contributions to the embryology of the *Liliaceae*. V. Life history of *Amianthium muscaetoxicum* Walt. Phytomorphology, 1. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants, I—II. — Johri B. M. (1963). Female gametophyte. Recent advances in embryology of Angiosperms. — Narayanaswami S. (1953). The structure and development of the caryopsis in some Indian Millets. I. *Pennisetum typhoideum* Rich. Phytomorphology, 3. —

Van Tieghem Ph. (1909). Remarques sur les Dipsacées. Ann. Sci. Nat., 9, 10. — Vijayaraghavan M. R. a. G. S. Sarveshwari. (1968). Embryology and systematic position of *Morina longifolia* Wall. Bot. Notiser., 121, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 III 1974.

УДК 581.3 : 581.47 : 582.542

Г. А. Комар

АРИЛЛУС ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CHIONODOXA*

G. A. KOMAR. THE ARILLUS IN THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CHIONODOXA*

В работе дается анатомо-морфологическое описание семенных придатков (элайосом) трех видов рода *Chionodoxa*. Приводится ряд доказательств того, что элайосомы представителей рода *Chionodoxa* являются настоящими ариллусами, чем отличаются от элайосом близкого рода *Scilla*, представляющих собой ариллоиды.

Морфологическое своеобразие репродуктивных органов лилейных и, в частности, наличие различных образований на семени и семяпочке давно привлекали внимание исследователей (Netolitzky, 1926; Buxbaum, 1937; Wunderlich, 1937—1938; Eunus, 1952; Савченко и Комар, 1965; Huber, 1969; Bjornstad, 1970; Мордак, 1970; Bouman, 1971, и др.). Но при описании различных семенных придатков лилейных исследователи очень часто смешивают такие термины, как ариллус, ариллоид, карункула, строфиоль, элайосом. Между тем точно установить морфологическую природу семенного придатка важно как для филогении, так и для систематики. На путаницу в терминах неоднократно обращали внимание многие видные морфологи, что нами было подробно рассмотрено в более ранних работах (Комар, 1965, 1973). Довольно большой процент часто встречающихся у растений семенных придатков, служащих для распространения семян с помощью животных и другими способами, составляют два морфологических типа: ариллусы и ариллоиды, которые неточно описывают как колпачки, присемянники, элайосомы и т. д. Наличие ариллоида и ариллуса у лилейных зачастую эволюционно связано с одним из видов зоохории — с синзоохорией (Sernander, 1906).

Синзоохория — это активное растаскивание семян животными. Связано с поеданием этих семян или их частей. У мирмекохоров часто имеются мясистые придатки семян, охотно поедаемые муравьями, — элайосомы. Элайосомы — это особые придатки из паренхимных клеток, богатых жирными маслами (Левина, 1957). Elaion — по-гречески масло, soma — тело. Отсюда название — элайосомы, или масляные тельца. Элайосом — биологическое понятие. Морфологическая природа элайосома, как отмечали Сернандер (Sernander, 1906), Р. Е. Левина (1957) и другие, самая разнообразная: он может быть как частью плода или семени, так и видоизмененной частью органа цветка или даже внецветкового органа. Элайосомы содержат протеины, липоиды, крахмал и витамины, привлекающие муравьев (Kozlowski, 1972). По своей морфологической природе элайосомы могут быть как ариллусами, так и ариллоидами, а также другими разрастаниями семенной оболочки.

Очень важно также, как сказано выше, при исследовании семян различать два морфологических типа семенных придатков: ариллусы и ариллоиды. Иногда отличить их очень трудно, так как, по мнению Ван дер Пейла (Pijl, 1969), у анатропных семяпочек многие ариллоиды возникают из комбинации экзостом-ариллоида с ариллусом, расположенным в области

рубчика. Но Пейл считает, что отличить ариллус и ариллоид все же можно, так как различия между ними значительны: 1) ариллус является базальным образованием (т. е. возникает в основании семяпочки), а ариллоид — терминальным; 2) ариллус может закрывать микропиле, в то время как ариллоид не закрывает его; 3) ариллус прикрепляется к рубчику только в одном месте — вблизи микропиле, ариллоид же прикрепляется к семени на значительном протяжении и после его отделения остается широкий рубец — фальшивый рубчик.

Ариллус, по мнению Пейла, является большей частью структурой производной, характеризующейся полным разделением свойств твердости и сочности. На рис. 1 показаны различные типы ариллоидов (*b*, *c*, *d*), как переходы (по Ванд дер Пейлу) от более примитивного образования — саркотесты (*a*) — мясистой семенной кожуры — через полный ариллоид (*b*) и частичный ариллоид (*c*) к ариллусу. Ариллус же (*e*), не срастающийся

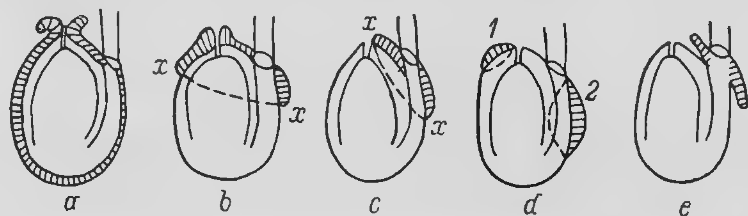


Рис. 1. Некоторые ариллоиды у анатропных семяпочек как переходы от саркотесты (*a*) к ариллусу (*e*) через полный ариллоид (*b*) и частичный ариллоид (*c*).

2 — строфиоль; *d1* — карункула. Мясистая часть заштрихована. Рубчик в виде эллипса. (По Pijl, 1969).

с тестой, является дальнейшим этапом развития, производным от частичного ариллоида, но качественно иным образованием. Наиболее часто встречаются ариллоиды типа *c*. *d2* — строфиоль — разновидность ариллоида, *d1* — карункула — тоже разновидность ариллоида. Критикуя Корнера (Corner, 1953, 1954), Пейл отмечает, что описанные им ариллусы 67 семейств на самом деле являются ариллоидами, т. е. остатками бывшей саркотесты (мясистой семенной кожуры). Как известно, Корнер считает семена с ариллусами наиболее примитивными, а семена с саркотестой — производными, результатом срастания ариллуса с семенем. Пейл же полагает, что наиболее примитивными являются семена с саркотестой.

Пейл предостерегает исследователей также от возможного смешения ариллоидов с «обтураторами» в тех случаях, когда ариллоиды возникают до оплодотворения. В некоторых случаях за ариллус принимают сочную массу саркотесты или красную сочную мякоть плода (внутренний слой эндокарпа — пульпу), обволакивающую семена. В таких случаях пульпа функционирует как ариллус, привлекая птиц.

Мы, как и ван дер Пейл, считаем, что необходимо отличать ариллусы от ариллоидов и обтураторов, это важно как для систематики, так и при изучении филогении.

Нашей задачей было изучение строения, развития и морфологической природы элайосом и других семенных придатков в сем. *Liliaceae*, в частности, в роде *Chionodoxa*.

Работ, в которых описаны элайосомы представителей рода *Chionodoxa*, немного. Сернандер (1906) в своей монографии о мирмекохорах относит исследованный им семенной придаток *Chionodoxa luciliae* к выделяемому им Viola odorata-типу элайосом, являющихся частью семени или плода. Сернандер не дает четких критериев отличий ариллусов от ариллоидов. Основным критерием он считает размеры. По этому признаку элайосом *Ch. luciliae* Сернандер считает ариллусом и в то же время отмечает, что морфологически он является строфиолью. Эксперименты, проведенные Сернандером, показали высокую степень мирмекохории у *Ch. luciliae* по сравнению с другими видами, которым свойствен этот элайосом, и видами с другими выделенными им типами элайосом. Хубер (Huber, 1969) в своей

работе, посвященной признакам семян *Liliiflorae*, подчеркивает различную морфологическую природу элайосом в этом порядке и подразделяет их на ряд групп. Элайосомы исследуемого нами рода *Chionodoxa*, по мнению Хубера, относятся к 5-му типу; они образуются из наружного интегумента вблизи микропиле и наружного эпидермиса семени.

Шпета (Speta, 1971) исследовал историю развития и кариологию элайосом семян и плодов. Исходя из этих данных он пришел к выводу о близости родов *Scilla* и *Chionodoxa*. Шпета считает даже, что *Chionodoxa* не является самостоятельным родом, а может быть отнесен к роду *Scilla*. В последующей работе Шпета (1972) подразделил изученные им виды *Scilla* и *Chionodoxa* по типу семенного придатка на несколько групп. I — группа *Scilla bifolia*. К ней относятся *Scilla bifolia*, *Chionodoxa gigantea* (по Шпету — *S. gigantea*), *Chionodoxa luciliae* (по Шпету — *S. luciliae*). Элайосом, по его мнению, здесь образуется из экзостома, а рафе слабо развито. II — группа *Scilla amoena*. Она делится на три подгруппы: а) *Scilla amoena* и *S. bithynica*. Элайосом слабо развит и закладывается в области рафе; б) *Scilla sibirica* и *S. rosenii*. Элайосом происходит из экзостома и прилегающей к нему части рафе; в) *Scilla mischtschenkoana* и *S. cilicica*. Сильно развитый элайосом закладывается в области рафе. III — группа *Scilla messeniaca*. Односторонне развитый элайосом образуется в микропилярной части рафе, у рубчика.

Нашей целью было установление морфологической природы элайосом представителей рода *Chionodoxa*. Объектом исследования были три вида рода *Chionodoxa*: *Ch. gigantea* Whitt., *Ch. luciliae* Boiss., *Ch. sardensis* Barr. et Sugden. Материал собирался в Ботаническом саду Ботанического института АН СССР при любезном содействии Е. В. Мордак и З. Т. Артюшенко. Собирались цветки и плоды на разных стадиях развития и приготовлялись постоянные препараты по общепринятой цитологической методике.

Семяпочки у всех исследованных нами представителей рода *Chionodoxa* анатропные, двупокровные, крассинуцелятные. Наружный интегумент обычно многослойный (4—5 слоев), внутренний представлен двумя слоями, только в области микропиле он состоит из 4—5 слоев. Наружный интегумент не покрывает внутренний в области микропиле, которое образуется внутренним интегументом. Нуцеллус многослойный. Эпидермис нуцеллуса закрывает зародышевый мешок в области микропиле.

У всех исследованных видов *Chionodoxa* семяпочки имеют небольшой фуникулярный обтуратор. Клетки эпидермиса обтуратора крупные, овальные, с густой цитоплазмой и четко выраженными ядрами. Остальные клетки обтуратора небольшие, полигональные, плотно расположенные. Обычно вскоре после оплодотворения клетки обтуратора начинают разрушаться, но в некоторых случаях обтуратор сохраняется и при наличии многоклеточного зародыша.

У семян всех исследованных нами видов *Chionodoxa*, в отличие от семян близкого рода *Scilla*, снабженных ариллоидами различного типа (Комар, 1973), имеются весьма сходные белые, нежные, почти шаровидные ариллусы (рис. 2), не срастающиеся с семенной кожурой. Ариллусы *Chionodoxa* легко отделяются от довольно плотных темных семян. Ариллусы изученных видов *Ch. gigantea*, *Ch. luciliae* и *Ch. sardensis* отличаются друг от друга в основном размерами. У семян *Ch. gigantea* — самый большой ариллус, у семян *Ch. sardensis* — самый маленький.

Ариллус представителей рода *Chionodoxa* закладывается на фуникулюсе, над обтуратором в виде небольшого бугорка (рис. 3). Эпидермальные клетки этого бугорка с густой цитоплазмой и крупными ядрами быстро увеличиваются в размерах, делятся и принимают овально-удлиненную форму. В отличие от ариллоидов *Scilla* ариллусы *Chionodoxa* закладываются до оплодотворения, в фазе 8-ядерного зародышевого мешка. Быстрое формирование ариллуса происходит обычно уже после оплодотворения, особенно после фазы ядерного эндосперма. Растет ариллус за счет митотических делений, а также за счет растяжения клеток.

У незрелых семян ариллус имеет вид нежного волнистого воротничка возле семяножки. Разрастание ариллуса начинается от фуникулюса в области рубчика и идет вокруг основания семяпочки. Эпидермальные клетки ариллуса тонкостенные, овальные, они формируются быстрее остальных, имеют больший объем, более крупные ядра и ядрышки. Остальные клетки — полигональные, разной величины на срезе, располагаются они плотно. В них долго наблюдаются митозы. Межклетники между ними очень малы. Для клеток молодого ариллуса характерны густая ци-

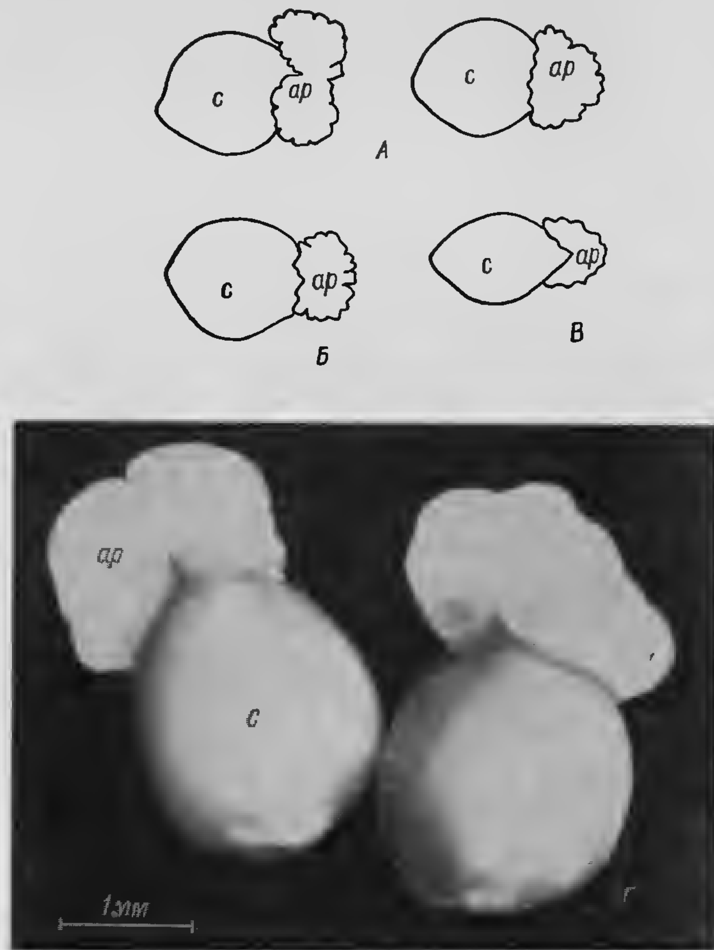


Рис. 2. Общий вид семян с ариллусами.
А, *Г* — *Chionodoxa gigantea*; *Б* — *Ch. luciliae*; *В* — *Ch. sardensis*; *с* — семя, *ар* — ариллус.

топлазма, маленькие вакуоли, большие округлые ядра с очень крупными ядрышками. В клетках основания незрелого ариллуса всегда много рафид, эпидермис покрыт тонким слоем кутикулы.

Зрелый ариллус, кольцом разросшийся вокруг фуникулюса, внешне напоминает нежное, белое, головчатое рыльце. В отличие от ариллоида ариллус *Chionodoxa* перекрывает микропиле, а не начинается от него. Ариллус соединяется с семенем только через фуникулюс, т. е. по сути дела в одной точке. Большая же часть ариллуса не соединена с семенем. На продольном срезе ариллус похож на грибообразный обтуратор (рис. 4). Большие, овальные, веерообразно расположенные клетки эпидермиса и субэпидермального слоя ариллуса окружают значительно более мелкие полигональные, плотно расположенные клетки «ножки». В «ножке», как и в основании зрелого ариллуса, наблюдаются идиобласты с рафидами, но

в значительно меньшем количестве, чем у незрелого ариллуса. Возможно, что оксалат кальция рафид расходуется в процессе развития ариллусов.

Эпидермальные клетки зрелого ариллуса имеют крупные ядра, часто неправильной формы, иногда с двумя-тремя ядрышками, большие цен-

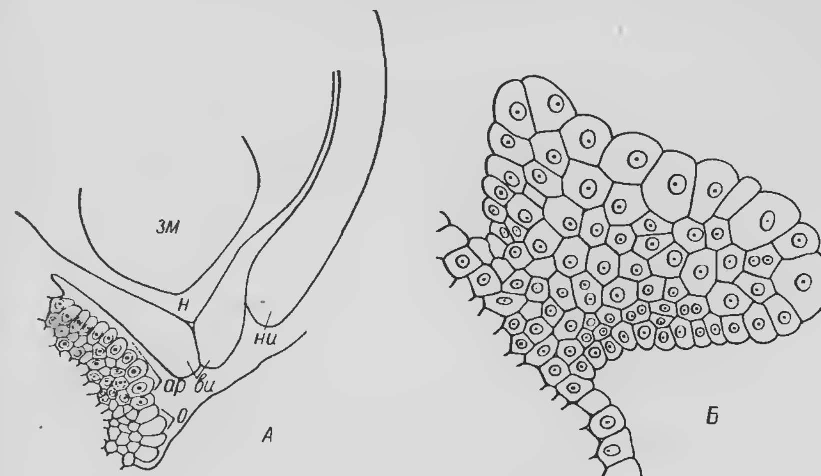


Рис. 3. Продольные срезы части зрелой семяпочки *Chionodoxa gigantea* (*А*) и ариллуса (*Б*) в фазе многоклеточного зародыша.
ни — наружный интегумент; *ви* — внутренний интегумент; *н* — нуцеллус; *о* — обтуратор; *ар* — ариллус; *зм* — зародышевый мешок.

тральные вакуоли и тонкий слой постенно расположенной цитоплазмы. В вакуолях содержатся капли эфирного масла. Эпидермальные клетки зрелого ариллуса достигают очень больших размеров. Их можно заме-

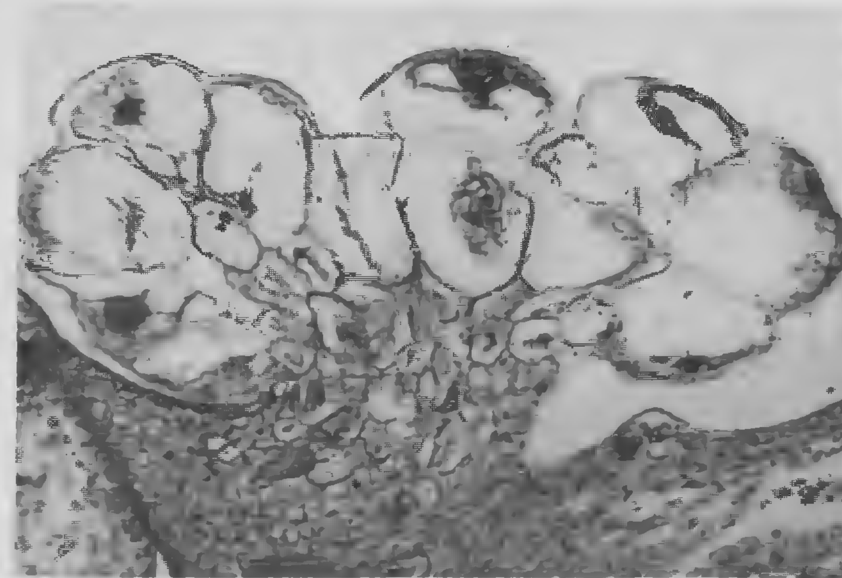


Рис. 4. Продольный срез ариллуса *Chionodoxa luciliae* в фазе сформированного зеленого семени.

тить невооруженным глазом, так же как некоторые субэпидермальные клетки. Наружная стенка эпидермальных клеток зрелого ариллуса утолщена. Поверхность его покрыта тонким слоем кутикулы. Клетки зрелого ариллуса очень нежные и легко деформируются.

Существует мнение (Bresinsky, 1963), что элайосомы отделяются от семени благодаря ткани, содержащей кристаллы. Как уже упоминалось, в основании ариллуса *Chionodoxa* в «ножке» имеются идиобласты с рафидами. Однако, по нашим наблюдениям, у зрелого ариллуса рафид гораздо меньше, чем у незрелого.

Мы не согласны со Шпета (1972), что у *Chionodoxa* элайосом образуется из экзостома, т. е. является ариллоидом. Элайосомы в роде *Chionodoxa*, по всем данным, являются настоящими ариллусами в отличие от ранее описанных ариллоидов *Scilla* (Комар, 1973). Об этом говорят следующие данные: 1) они являются базальными образованиями, так как формируются в основании семяпочки в области рубчика; 2) закладываются ариллусы обычно до оплодотворения, хотя полного развития достигают после оплодотворения, тогда как ариллоиды — различные разрастания наружного интегумента — всегда развиваются после оплодотворения; 3) они закрывают микропиле в отличие от ариллоидов, которые закладываются в области микропиле и поэтому не могут его закрывать; 4) в отличие от ариллоидов они прикрепляются к фуникулюсу на небольшом участке, не срастаются с тестой и могут быть легко отделены от семени.

ЛИТЕРАТУРА

К о м а р Г. А. (1965). Ариллусы, их природа, строение и функции. Бот. ж., 50, 5. — К о м а р Г. А. (1973). Ариллоиды некоторых видов *Scilla*. Бот. ж., 58, 11. — Л е в и н а Р. Е. (1957). Способы распространения плодов и семян. — М о р д а к Е. В. (1970). Пролески Советского Союза. 1. Морфолого-анатомические признаки и их таксономическое значение. Бот. ж., 59, 9. — С а в ч е н к о М. И. и Г. А. К о м а р. (1965). Морфология семяпочек однодольных. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — B j o r n s t a d G. N. (1970). Comparative embryology of *Asparagoideae — Polygonateae, Liliaceae*. Nytt. Magasin Botanikk, 17, 3—4. — B o u m a n F. (1971). The application of tegumentary studies to taxonomie and phylogenetic problems. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 3/4. — B r e s i n s k y A. (1963). Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Bibliotheca Botanica, 126. — B u x b a u m F. (1937). Die Entwicklungslinien der *Lilioideae*. II. Die Systematische Stellung der Gattung *Gagea*. Bot. Archiv., 38. — C o r n e r E. J. H. (1953). The Durian theory extended. I. Phytomorphology, 3. — C o r n e r E. J. H. (1954). The Durian theory extended. II. Phytomorphology, 4. — E u n u s A. M. (1952). Contribution to the embryology of *Liliaceae*. III. Embryogeny and development of the seed of *Asphodelus tenuifolius* Gav. Lloydia, 15, 3. — H u b e r H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitteilungen bot. Staatsammlung. München, 8. — K o z l o w s k i T. T. (1972). Seed biology, I. — N e t o l i t z k y F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. — P i j l L. van der. (1969). Principles of dispersal of higher plants. — S e r n a n d e r R. (1906). Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, 41, 7. — S p e t a F. (1971). Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* (Inklusive *Chionodoxa* Boiss.). Öster. Bot. Zeitschr., 119. — S p e t a F. (1972). Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. Naturkündliches Jahrbucher Stadt Linz, 18. — W u n d e r l i c h R. (1937—1938). Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae — Scilloideae*. Flora, 32 (Neue Folge).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 26 XI 1973.

УДК 581.3 : 581.47 : 582.542

Т. С. Николаевская

РАЗВИТИЕ ЗЕРНОВКИ ЕЖИ СБОРНОЙ (*DACTYLIS GLOMERATA* L.)

T. S. N I K O L A Y E V S K A Y A. THE DEVELOPMENT OF CARYOPSIS IN *DACTYLIS GLOMERATA* L.

Проведены исследования зерновки ежи сборной в полевых и вегетационных условиях в период ее формирования и созревания.

Плодовая оболочка зерновки ежи сборной сильно редуцирована, в ней не обнаружено мешковидных (трубчатых) клеток. Семенная кожура более развита, чем у других злаков, и представлена гиалиновым слоем, облитерированным наружным слоем клеток внутреннего интегумента и своеобразными гидроцитными клетками. Гидроцитные клетки по структуре и функции напоминают мешковидные клетки зерновок других злаков.

Клетки эндосперма ежи, в отличие от других злаков, содержат необычайно много крахмальных зерен, сосредоточенных в очень крупных пластидах.

Зародыш ежи сборной отличается от зародыша других злаков крупными размерами и наличием в почечке двух листовых зачатков.

Для зерновки ежи сборной характерна крупноклетность всех ее частей — перикарпия, эндосперма и зародыша.

Анатомо-морфологические особенности и развитие зерновок луговых злаков изучены еще недостаточно. Некоторые данные по морфологии и анатомии зерновок дикорастущих злаков, полученные в связи с изучением биологии этих растений, имеются в работах Эванса (Evans, 1935), А. М. Овеснова (1965), Ламберта (Lambert, 1967), И. А. Уткиной, П. В. Лебедева и М. Ф. Мельниковой (1970) и других исследователей. Довольно подробно изучена морфология зерновки житняка и пырея В. Г. Александровым и О. Г. Александровой (1938). Ежа сборная в этом отношении не составляет исключения среди других луговых злаков. Морфология и анатомия покровов, эндосперма и зародыша зерновки этого растения почти не изучены. Некоторые отрывочные сведения о морфологических особенностях зерновки ежи сборной можно найти у П. М. Воробьева (1931), Р. Ю. Рожевица (1937), Н. Ф. Любской и О. Ф. Фармаковской (1951), Хертча (Hertzch, 1959), Меткафа (Metcalfe, 1960), И. А. Уткиной (1972).

Нашей задачей было исследование анатомо-морфологических особенностей зерновки ежи сборной в процессе ее формирования, структуры эндосперма, плодовой оболочки и семенной кожуры.

Материал и методика

Растения ежи сборной выращивались на агробиологической базе Института биологии Карельского филиала АН СССР в 1970 и 1971 гг. Использовались семена сорта Ленинградская, репродукции 1968 года, полученные из Северо-западного научно-исследовательского института сельского хозяйства (Ленинград).

Строение зерновки ежи изучалось в ходе ее формирования через 5, 10, 20 и 30 дней после цветения. Для анализа брали колоски из средней части метелки, находящиеся на третьей веточке второго порядка. В каждом колоске изучались зерновки первого и второго цветков, которые, как правило, являются наиболее развитыми (Петрова и Николаевская, 1972).

Собранный материал фиксировался в формоло-уксусной смеси. Поперечные и продольные срезы толщиною 13—15 мкм, делались на микротоме, а затем окрашивались карболовым фуксином и пикроиндигокармином по методу Е. С. Аксенова (1967). Постоянные препараты приготовлялись по обычной цитологической методике. Микрофотографии изготовлялись с помощью фотонасадки и микроскопа МБИ-11.

Результаты исследования

У ежи сборной формируется типичный для *Poaceae* Barnhart сухой, односеменной, нераскрывающийся плод — зерновка. Плод продолговатый, с хорошо развитой бороздкой и выпуклой спинной стороной (рис. 1). В верхней части зерновка немного сужается и имеет легкое опушение. Остальная часть зерновки — гладкая. Окраска плода желтовато-серая. Длина зерновки достигает 3—6 мм и почти в 2.7 раза больше ширины.



Рис. 1. Зрелая зерновка *Dactylis glomerata* L.

а — зерновка, заключенная в цветковые чешуи; *б* — со спинной стороны; *в* — с брюшной стороны.

С е м я п о ч к а ежи сборной, как и у большинства злаков, анакампилотропная, двупокровная, крассинуцелятная (рис. 2). Семяножка совершенно не выражена, плацента и халаза сильно сближены и представляют единое образование — плаценто-халазу. Интегументы — наружный и внутренний — очень хорошо развиты и каждый из них состоит из двух рядов клеток. Как внутренний, так и наружный интегументы лежат свободно, срастания между ними не происходит. С наружной и внутренней сторон внутреннего интегумента хорошо виден слой тонкой кутикулы. Все клетки наружного интегумента содержат густую цитоплазму и крупные ядра, чем отличаются от клеток внутреннего интегумента. Микропиле — прямое, формируется как внутренним, так и наружным интегументом (рис. 2).

Нуцеллярная ткань состоит из мелких клеток. Хорошо выражен эпидермис нуцеллуса. Клетки его имеют более крупные размеры в микропилярном и противоположном ему районе завязи. Клетки нуцеллуса постепенно разрушаются вокруг всего зародышевого мешка. Зародышевый мешок сравнительно большой. В халазальном районе его располагается несколько довольно крупных клеток антиподального аппарата, содержащих очень крупные ядра с большим количеством ядрышек (3—

5 и больше) и интенсивно окрашивающуюся цитоплазму. Антиподы глубоко внедряются в ткань плаценто-халазы. Прилегающие к антиподам клетки находятся в стадии разрушения. В центральной клетке наблюдаются крупные вакуоли. Яйцевой аппарат представлен, как и у всех злаков, яйцеклеткой и двумя синергидами. Полярные ядра сильно сближены и находятся у халазального района вблизи антипод.

После оплодотворения в завязи ежи сборной идет не только формирование эндосперма и зародыша, но и перестройка уже существующих структур в качественно новое состояние при формировании перикарпия и семенной кожуры.

Как и у большинства злаков, покровы зерновки ежи сборной состоят из клеток перикарпия (плодовой оболочки), образующегося из стенки завязи и из семенной кожуры, которая возникает путем преобразования интегументов и нуцеллуса семяпочки.

П л о д о в а я о б о л о ч к а. Формирование перикарпия происходит в результате целого ряда структурных изменений стенки завязи. В стенке завязи в момент оплодотворения хорошо различимы наружный эпидермис, мезофилл, внутренний эпидермис и прилегающий к нему слой хлорофиллоносных клеток мезофилла. После оплодотворения структура стенки завязи начинает видоизменяться. Содержимое многих клеток начинает разрушаться, от некоторых клеток остаются одни оболочки. Клетки наружного эпидермиса стенки завязи удлиняются в поперечном направлении. По мере роста зерновки в них усиливается вакуолизация цитоплазмы, утолщаются оболочки. Из этих клеток постепенно формируется эпикарпий. Мезофилл стенки завязи постепенно преобразуется в мезокарпий зерновки. Во многих клетках мезокарпия наблюдается накопление большого количества мелких крахмальных зерен. Их становится так много, что трудно рассмотреть остальные элементы клетки. Ядра утрачивают резкость очертаний.

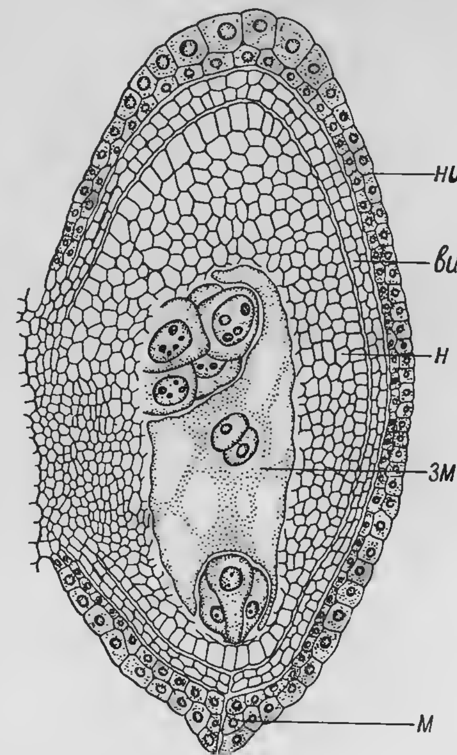


Рис. 2. Семяпочка *Dactylis glomerata* L. (продольный срез). (Рис. Л. Р. Петровой).

ни — наружный интегумент; *ви* — внутренний интегумент; *н* — нуцеллус; *зм* — зародышевый мешок; *м* — микропиле.

Два внутренних слоя клеток мезофилла стенки завязи значительно отличаются от остальных его клеток. В них происходит образование большого количества хлоропластов (рис. 3, *А*). Постепенно эти клетки превращаются в поперечные, образуя так называемый физиологический пояс перикарпия. В процессе развития поперечных клеток исчезают хлоропласты, стенки клеток утолщаются и в них возникают поры. Клетки начинают выполнять функцию гидроцитов.

Клетки внутреннего эпидермиса стенки завязи также претерпевают изменения. Они постепенно вытягиваются в поперечном направлении, отходят друг от друга и довольно быстро разрушаются. Типичного для злаков эндокарпия в зерновке ежи сборной мы не наблюдали. Он несколько иной, чем у пшеницы, ячменя, ржи и бамбуков, у которых из клеток внутреннего эпидермиса стенки завязи образуются мешковидные клетки,

составляющие эндокарпий (Александров и Александрова, 1938; Александров и Савченко, 1941; Петрова и Яковлев, 1968).

Изменение структуры стенки завязи при образовании перикарпия в различных частях зерновки происходит неодинаково. Резкие различия в структуре перикарпия наблюдаются на верхушке зерновки в ее средней и базальной частях, на спинке, боках и бороздке.

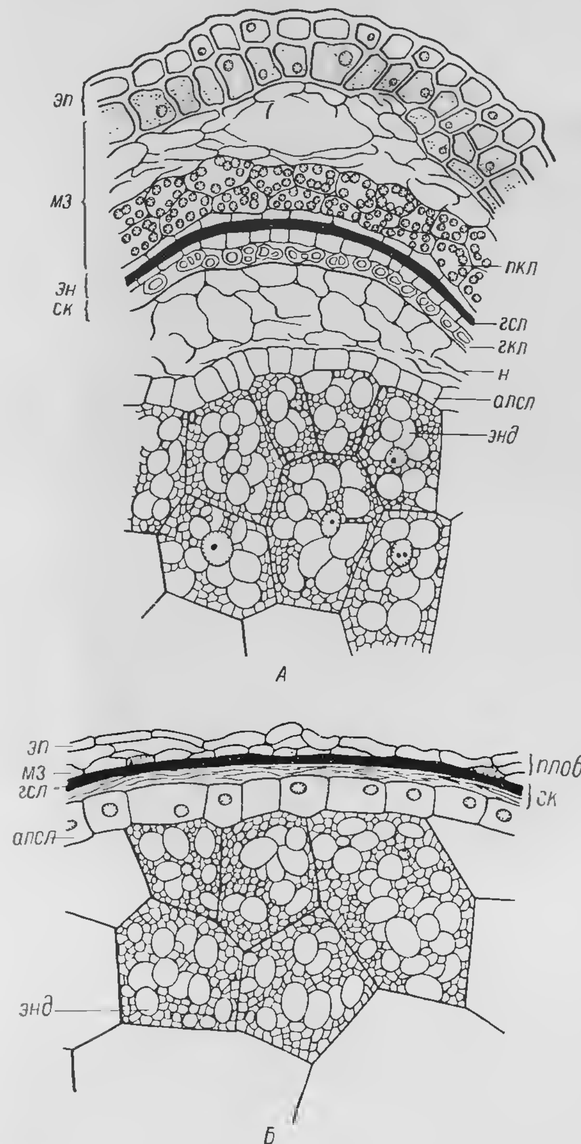


Рис. 3. Строение покровов зерновки *Dactylis glomerata* L. на различных этапах развития (поперечные срезы).

А — через 10 дней после цветения; *Б* — через 30 дней после цветения; *эп* — эпикарпий; *мз* — мезокарпий; *эн* — эндокарпий; *пкл* — поперечные клетки с хлоропластами; *гсл* — гиалиновый слой; *гкл* — гидроцитные клетки; *н* — нуцеллус; *алсл* — алейроновый слой; *энд* — эндосперм (клетки заполнены крахмальными зернами); *ск* — семенная кожура; *плоб* — плодовая оболочка.

Вскоре после цветения у ежи сборной уже четко выделяются все основные структурные элементы перикарпия—эпикарпий, мезокарпий и разрушающийся эндокарпий (рис. 3, *А*).

Эпикарпий, возникший из наружного эпидермиса, состоит из одного слоя некрупных, слегка вытянутых, несколько деформированных клеток с толстыми оболочками, покрытыми снаружи кутикулой. Цитоплазма их сильно вакуолизирована, ядра овальной формы, в некоторых клетках они рано исчезают (рис. 3, *А*).

Мезокарпий (рис. 3, *А*) имеет 2 ряда клеток на спинной стороне зерновки и 3—5 и более рядов на брюшной ее стороне. Клетки мезокарпия в этот период находятся в стадии разрушения; при этом клетки, примыкающие к хлорофиллоносному слою, более облитерированы, чем клетки, расположенные ближе к эпикарпию. У них еще есть тонкие оболочки, но ядра и цитоплазма уже сильно разрушены. В некоторых клетках мезокарпия еще сохраняется значительное количество крахмальных зерен.

Как сказано выше, клетки хлорофиллоносного слоя мезокарпия преобразуются в поперечные клетки. Они имеют округлую или слегка овальную форму, в оболочках много крупных округлых пор. Между клетками хорошо выражены межклетники (рис. 4, см. вклейку).

В поперечных клетках в период налива зерновки содержится еще много зеленых пластид, придающих зерновке зеленоватую окраску. Слою поперечных клеток присущи проводящие функции. Эндокарпий представлен в этот период отдельными, далеко отстоящими друг от друга сильно разрушенными клетками, в которых уже трудно различить какие-либо компоненты клеточной структуры.

Мешковидных, или трубчатых, клеток в плодовой оболочке зерновки ежи сборной нам обнаружить не удалось.

Семенная кожура зерновки ежи сборной формируется из наружного и внутреннего интегументов и клеток нуцеллуса. На ранних стадиях развития зерновки через 5 дней после цветения можно заметить начало изменения клеток наружного интегумента семяпочки. Раньше всего разрушаются клетки в его халазальной части, а затем разрушение постепенно охватывает весь интегумент в направлении к микропилярному району. Эти изменения связаны с ростом пыльцевой трубки по наружному интегументу к микропиле, а также с разрастанием и удлинением плаценто-халазы.

Клетки внутреннего интегумента у ежи сборной через 5 дней после цветения почти не изменяются. Они имеют тонкие оболочки, густую цитоплазму и крупные ядра, наблюдается слабая вакуолизация.

В отношении дальнейших изменений интегументов у злаков, как наружного, так и внутреннего, существуют самые различные мнения. Так, Нильсон-Эле (Nilsson-Ehle, 1914) и В. Г. Александров (1937) высказали предположение, что мешковидные клетки являются остатком одного из слоев наружного интегумента семяпочки. А. А. Алявдина (1939), исследовавшая анатомическое строение покровов зерновки пшеницы, отметила, что наружный интегумент не участвует в образовании семенной кожуры. В более поздней работе Александров и Савченко (1941) пришли к заключению, что семенная кожура злаков образуется из внутреннего интегумента, а наружный интегумент разрушается целиком. При изучении зерновки бамбука *Phyllostachys bambusoides* Л. Р. Петрова и М. С. Яковлев (1968) высказали предположение, что мешковидные клетки представляют собой видоизмененный внутренний эпидермис перикарпия или эндокарпия, а не являются производными наружного интегумента.

Как показали наши исследования, наружный интегумент ежи сборной, разрушаясь, образует тонкий прозрачный гиалиновый слой (рис. 3, *А*, *Б*). Содержимое клеток разрушается, полости их сжимаются, оболочки разбухают и во многих местах слипаются, кутикулы обеих сторон клеток сближаются, образуя гиалиновую пленку. Поэтому в гиалиновом слое трудно различить какие-либо структурные элементы.

Наружный слой клеток внутреннего интегумента сохраняется в период молочно-восковой спелости в виде отдельных разрушающихся клеток.

Клетки внутреннего слоя внутреннего интегумента превращаются в своеобразные клетки, напоминающие мешковидные, или трубчатые клетки пшениц и других злаков. На поперечном срезе эти клетки имеют чуть вытянутую овальную форму (рис. 4, см. вклейку). Оболочки их сильно утолщены и пронизаны множеством крупных округлых пор. Эти своеобразные клетки особенно хорошо развиты в базальной части зерновки так же, как и трубчатые клетки пшеницы (Александров, 1937, 1950). В верхних частях зерновки они хорошо выражены только на спинной стороне, а на брюшной и боковой сторонах развиты слабее. Вероятно, эти своеобразные клетки, располагаясь в семенной кожуре, играют ту же роль, что и трубчатые клетки перикарпия культурных злаков, т. е. представляют собой гидроцитную систему. Это предположение основано на том, что у ежи, в отличие от культурных злаков, семенная кожура не редуцирована, она развита достаточно сильно. Как и перикарпий, она, видимо, участвует в процессе налива зерновки. Роль ее не ограничивается только защитной функцией. Эти своеобразные гидроциты семенной кожуры сохраняются значительно дольше поперечных клеток перикарпия, и, таким образом, время функционирования гидроцитной системы удлиняется, продолжаясь до полного созревания зерновки.

В образовании семенной кожуры зерновки участвует также нуцеллус. Клетки эпидермиса нуцеллуса постепенно деградируют, содержимое их

отмирает, оболочки сближаются и слипаются. Многие клетки нуцеллуса в период молочно-восковой спелости сильно ослизняются и частично разрушаются. Сильнее разрушаются слои нуцеллуса, примыкающие к эндосперму.

При наступлении восковой спелости структура перикарпия ежи сборной сильно редуцируется, что характерно для зерновок луговых злаков (Александров и Александрова, 1938), диких пшениц — однозернянок и различных форм дикой ржи (Александров, 1937). Перикарпий представлен в это время всего несколькими рядами клеток. Хорошо сохраняется эпикарпий, но в его клетках постепенно отмирает содержимое, а оболочки утолщаются (рис. 3, *Б*).

Клетки мезокарпия к этому времени совершенно облитерируются и от них остаются лишь сильно сжатые оболочки. Под давлением растущего эндосперма поперечные клетки изменяют свою форму.

Семенная кожура представлена, как и на более ранних стадиях развития зерновки, гиалиновым слоем, облитерированными наружными слоями клеток внутреннего интегумента и водопроводящими клетками гидроцитами. У этих клеток содержимое отмирает, изменяется форма. Часть клеток разрушается. В это время гидроциты представляют собой совершенно круглые клетки с неравномерно утолщенными оболочками, далеко отстоящие друг от друга. Наиболее плотно их расположение в районе зародыша.

За семенной кожурой находятся остатки разрушающихся клеток нуцеллуса. После цветения они сохраняются очень долго.

Эндосперм зерновки ежи сборной составляет основную ее массу и представлен запасающей тканью, содержащей крахмал. Развитие клеток эндосперма ежи протекает по типу, характерному для злаков.

Через 10—15 дней после цветения мы наблюдали уже достаточно дифференцированные клетки эндосперма, в которых происходило интенсивное отложение крахмала. Клетки эндосперма в этот период уже довольно крупные, с толстыми оболочками. Ядра их большие, округлой формы, с 2—4 ядрышками. Размеры клеток и степень их дифференциации в различных частях эндосперма сильно варьируют. Размеры клетки в направлении от центра и периферии уменьшаются, расположение их становится более плотным, а количество крахмальных зерен возрастает. Это связано с тем, что возраст клеток в центральной части меньше, чем в периферической; об этом свидетельствуют и исследования, проведенные на пшенице В. Г. Александровым (1939), М. Д. Иоффе (1957), и др.

Четкие различия появляются также между клетками базальной и апикальной частей эндосперма. Клетки базальной части в это время полностью сформированы, с хорошо развитыми крахмальными зернами. Многие клетки апикальной части находятся в стадии разрушения.

Различия клеток в разных частях эндосперма связаны, по мнению Иоффе (1957), со спецификой обмена веществ в зерновке. В халазальном районе клетки эндосперма близки к источникам питания, формируются позднее и проявляют активную жизнедеятельность.

Клетки алейронового слоя в этот период очень мелкие и плотно примыкают друг к другу. Они имеют тонкие оболочки, крупные ядра и слабо вакуолизированную цитоплазму.

Нами отмечено радиальное расположение клеток эндосперма, которое особенно хорошо заметно через 20 дней после цветения. В этот период клетки эндосперма сильно увеличиваются в размерах. В эндосперме молодой зерновки идет накопление большого количества крахмальных зерен.

С появлением крахмала в клетках эндосперма начинает исчезать крахмал в перикарпии зерновки. В это время, как отмечает Александров (1939), завершается налив и созревание зерновки. В этот период наблюдаются первые признаки разрушения ядер — форма их становится неправильной, исчезают ядрышки.

Клетки алейронового слоя через 20—25 дней после цветения достигают почти полного развития. Они имеют довольно тонкие оболочки, мелкие ядра, вакуоли исчезают почти полностью.

Через 30 дней после цветения клетки эндосперма зерновки ежи сборной достигают полной зрелости. Они сильно увеличиваются в размерах, ядра целиком разрушаются, оболочки клетки растворяются. В этот период возникает характерная для ежи, как и для всей трибы *Festuceae*, мозаичность эндосперма. Она обнаруживается на срезе клеток эндосперма, содержащих сложные крахмальные зерна (рис. 5, *г*, см. вклейку). «Сложные крахмальные зерна» в клетках эндосперма злаков являются пластидами, в строме которых сформировалось не одно, а несколько крахмальных зерен (Атлас ультраструктуры растительных клеток, 1972).

У ежи сборной, в отличие от других злаков (риса, овса, овсяницы), амилопласты очень крупные и заполнены чрезвычайно большим количеством мелких, крахмальных зерен (рис. 5, *а*, *г*).

Формирование и рост зародыша ежи сборной изучены нами менее детально, чем других частей зерновки. Но мы можем отметить, что в целом его развитие идет так же, как и у других злаков.

Полная дифференциация зародыша ежи сборной наступает только через 25—30 дней после цветения, когда в нем можно различить все характерные для зародыша части. Как показали наши исследования, а также наблюдения Уткиной, Лебедева и Мельниковой (1970), Уткиной (1972), зародыш ежи располагается со спинной стороны зерновки и прилегает щитком к эндосперму. Форма его овально-продолговатая, слегка изогнутая. Щиток большой, широкий, клетки его крупные, вакуолизированные, с большими ядрами. Хорошо выделяется в щитке проводящий пучок, идущий от мезокотиля (рис. 6, см. вклейку). Зародышевая почечка сидячая, окружена колеоптилем, который прикрыт лигулой и щитком. Эпикотиль выражен слабо. Точка роста зародышевой почечки выпуклая, с широким основанием. Зародышевая почечка содержит два листовых зачатка, в разной степени сформированные. Первый листовой зачаток крупный и закрывает точку роста. Второй расположен со стороны щитка и имеет вид овального бугорка. Клетки точки роста и листовых зачатков мелкие, с крупными ядрами и густой цитоплазмой. Корешок у зародыша выражен довольно четко, он прикрыт колеоризой и корневым чехликом. В корешке можно выделить периблему, плерому и центральный цилиндр. Клетки колеоризы (рис. 6) по сравнению с клетками корневого чехлика и корешка более дифференцированы и имеют слабо вакуолизированную цитоплазму.

В процессе развития зерновки ежи сборной происходит возникновение новых структур — зародыша и эндосперма — и перестройка уже существующих структур — стенки завязи и покровов семяпочки в перикарпий и семенную кожуру.

Перикарпий зерновки образуется из стенки завязи. На ранних стадиях развития плода он представлен одним слоем клеток эпикарпия, несколькими рядами клеток мезокарпия, содержащими большое количество крахмала, и двумя рядами поперечных клеток. Эндокарпий очень быстро облитерируется и разрушается. Мешковидные клетки в плодовой оболочке ежи сборной нами не обнаружены.

Структура перикарпия ежи сборной, как у многих других злаков, в различных частях зерновки, базальной и апикальной, на спинной и брюшной сторонах неодинакова и отличается неоднородностью.

Семенная кожура представлена гиалиновым слоем, образующимся из наружного интегумента, облитерированным наружным слоем клеток внутреннего интегумента и своеобразными клетками — гидроцитами, которые формируются из внутреннего слоя внутреннего интегумента. Эти водопроводящие клетки по своей структуре и функции напоминают мешковидные, или трубчатые клетки зерновок других злаков.

При созревании зерновки ежи сборной у нее, как и у других злаков, происходит постепенная редукция отдельных слоев перикарпия и семен-

ной кожуры. По сравнению с культурными злаками семенная кожура ежи подвергается меньшей редукции.

Эндосперм ежи сборной развивается по общему для злаков типу. Клетки его отличаются большими размерами, неоднородностью строения в различных частях зерновки, а также четко выраженным радиальным расположением. Клетки эндосперма ежи, в отличие от других злаков, имеют чрезвычайно большое количество крахмальных зерен, сосредоточенных в очень крупных пластидах.

Зародыш ежи сборной отличается от других злаков тем, что он имеет большой щиток, состоящий из крупных клеток. В нем хорошо выражены эпибласт и лигула. Зародышевая почечка содержит два листовых зачатка, тогда как у других злаков имеется чаще один листовой зачаток, реже два или три.

Для зерновки ежи сборной характерна крупноклетность всех ее частей — перикарпия, эндосперма, зародыша. Это выделяет ее среди культурных и других луговых злаков.

В заключение выражаю сердечную благодарность Л. Р. Петровой за большую помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 11. — Александров В. Г. (1937). О строении покровов зерновки злака. Бот. ж., 22, 4. — Александров В. Г. (1939). О строении эндосперма зерновки злака. Бот. ж., 21, 1. — Александров В. Г. (1950). Смена функций как фактор, обусловливающий смену структуры зерна пшеницы. ДАН СССР, 75, 4. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1938). О строении зерновки пырея и житняка. ДАН СССР, 19, 9. — Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1941). К вопросу об истории развития семенной кожуры зерновки злака. Бот. ж., 26, 2—3. — Алявдина А. А. (1939). Анатомическое строение покровов зерновки *Triticum vulgare* var. *lutescens* All. Бюл. МОИП, отд. биол., 48, 5—6. — Атлас ультраструктуры растительных клеток. (1972). Под ред. Г. М. Козубова и М. Ф. Даниловой. Петрозаводск. — Воробьев П. М. (1931). Ежа сборная. — Иоффе М. Д. (1957). Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 4. — Любская Н. Ф. и О. Ф. Фармаковская. (1951). Ежа сборная. В кн.: Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. — Овеснов А. М. (1965). Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. канд. дисс. — Петрова Л. Р. и Т. С. Николаевская. (1972). Некоторые особенности морфологического и анатомического строения соцветия *Dactylis glomerata* L. Бот. ж., 57, 4. — Петрова Л. Р. и М. С. Яковлев. (1968). Морфология и анатомия плодов и семян бамбуков *Melocanna bambusoides* Trin. и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. — Савченко М. И. и Л. Р. Петрова. (1963). Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития. Бот. ж., 48, 11. — Уткина И. А. (1972). Структурные изменения и органообразовательная деятельность верхушечной меристемы в вегетационный период онтогенеза побега ежи сборной. Автореф. канд. дисс. — Уткина И. А., П. В. Лебедев и М. Ф. Мельникова. (1970). Строение зародыша зерновки луговых злаков *Dactylis glomerata* L. и *Bromus inermis* Leyss., Бот. ж., 55, 5. — Яковлев М. С. (1938). Строение эндосперма пшениц основных селекционных сортов СССР. ДАН СССР, 17. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 1. — Evans G. (1935). Seed production in cocksfoot: density of spacing in relation to yield. Welsh. J. Agricult., 11. — Hertzsch W. (1959). Knaulgras (*Dactylis glomerata* L.). In: Handbuch des Pflanz., 4, 2-е изд. — Lambert D. A. (1967). Cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) grown for production of seed. Ann Bot., 31, 122. — Metcalfe C. R. (1960). Anatomy of the monocotyledons, 1. *Gramineae*. — Nilsson-Ehle. (1914). Zur Kenntniss der mit der Keimungsphysiologie des Weizens in Zusammenhang stehenden inneren Factoren. Zeitschr. f. Pflanzenzucht., 2.

Институт биологии Карельского филиала
Академии наук СССР,
г. Петрозаводск.

Получено 18 XII 1973.

УДК 58.035 : 581.84+581.4]582.852

Л. Р. Петрова, Т. В. Старобинцева

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КАКТУСОВ *PERESKIA ACULEATA* MILL. И *REBUTIA MINUSCULA* SCHUM. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВЕТОВЫХ УСЛОВИЙ

L. R. PETROVA, T. V. STAROBINTSEVA. ANATOMO-MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF CACTUSES *PERESKIA ACULEATA* MILL. AND *REBUTIA MINUSCULA* SCHUM. DEPENDING ON CONDITIONS OF ILLUMINATION

Исследовались растения *Pereskia aculeata* Mill., полученные вегетативным путем, и *Rebutia minuscula* Schum., выращенные из семян. При воздействии света различного спектрального состава изменялось их морфологическое и анатомическое строение. Сине-фиолетовое излучение способствует вытягиванию стебля *R. minuscula*, а у *P. aculeata* тормозит рост листьев и развитие механической ткани; наблюдается также уменьшение числа слоев и размеров клеток мезофилла. На свету, обогащенном инфракрасной радиацией, у *R. minuscula* формируется свойственный данному виду кактусов шарообразный стебель; у *P. aculeata* формируется более мощная механическая ткань и ускоряется рост листовых пластинок.

Среди комнатных и оранжерейных растений кактусы являются одними из наиболее интересных. Их внешняя форма легко изменяется при изменении внешней среды.

В условиях Ленинграда и Ленинградской области кактусы могут выращиваться только в закрытом грунте, где одним из основных лимитирующих факторов среды является свет.

Известно, что интенсивность света оказывает влияние не только на внешнюю форму растений, но и на их анатомическое строение (Nordhausen, 1903; Penfound, 1931; Клешнин, 1954; Леман, 1955; Разумов, 1961; Ван дер Вин и Мейер, 1962; Мошков, 1966; Шульгин, 1973, и др.). От длины волны радиации зависят толщина и размеры листовой пластинки, развитие губчатой и столбчатой паренхимы мезофилла, форма роста стебля (вытянутая или укороченная). Различные участки спектра по-разному действуют на растения. Однако влияние света на рост и развитие кактусов еще изучено недостаточно. Нам не удалось найти работ по морфологии и анатомии кактусов *Pereskia aculeata* Mill. и *Rebutia minuscula* Schum., взятых нами для исследования. Поэтому мы поставили задачу изучить анатомо-морфологические особенности этих видов как в условиях естественного освещения, так и при освещении люминесцентными лампами (свет которых лишен инфракрасной радиации и по процентному содержанию сине-фиолетовых лучей близок к спектру рассеянной дневной солнечной радиации), а также при освещении лампами накаливания (спектр которых относительно обогащен желто-красными и инфракрасными лучами).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проводились в оранжерее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде в летнее время 1971—1972 гг. Для исследования брались растения *Pereskia aculeata*, полученные вегетативным путем, и *Rebutia minuscula*, выращенные нами из семян.

Мы проводили фенологические наблюдения, определяли размеры стебля, листьев, появление и развитие колючек (у *R. minuscula*, как известно, колючки собраны в пучки, которые расположены по спирали. У этого кактуса мы изучали их количество в пучке и число спиралей). Для опыта использовались растения *P. aculeata* в возрасте 45 дней и *R. minuscula* в возрасте одного года, которые выращивались в условиях естественного освещения. Одна партия опытных растений помещалась в камеру с люминесцентными лампами (ЛБ-40), другая — в камеру с лампами накаливания и экраном со слоем проточной воды (15 мм). Опыты

проводились при одинаковой интенсивности света (4000 лк) в обеих камерах при средней дневной температуре 39°.

Растения находились при искусственном освещении в течение 12 часов (с 10 часов утра до 10 часов вечера). В остальное время они находились в темноте. Контролем служили растения, выращенные при естественном освещении и при длине дня, свойственной широте Ленинграда (в июне—июле 18—16 часов).

Для анатомического анализа *P. aculeata* у опытных и контрольных растений брались листья одного и того же яруса. У *R. minuscula* изучался стебель, выполняющий одновременно и функцию листьев, которые у этого вида редуцированы до колючек. Было изучено по 12 растений каждого вида. Исследовались поперечные срезы, сделанные в средней части листа и стебля на замораживающем микротоме и от руки безопасной бритвой. Срезы толщиной 15—20 мкм окрашивались сафранином и водным синим. Для выявления крахмала использовался иод в иодистом калии. Рисунки изготовлялись с помощью рисовального аппарата РА-4, микрофотографии с помощью фотонасадки и микроскопа МБИ-11.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Pereskia aculeata Mill.

Листья перескии шиповатой имеют короткий черешок и ланцетовидную крупную (до 7 см длины) сочную листовую пластинку. Поверхность листовой пластинки гладкая, без волосков. В пазухе листа располагаются загнутые как крючки и прямые колючки, длина последних около 1 см. Листья имеют широкую, хорошо заметную на нижней стороне среднюю жилку. Жилкование листа перистое. Боковые жилки расположены под острым углом к средней жилке.

Проведенные нами анатомические исследования листа перескии шиповатой показали, что в естественных условиях в них отсутствует типичная дорзовентральность (рис. 1, *А*). Палисадная ткань выражена слабо. Мезофилл представлен паренхимными клетками, имеющими более или менее округлую форму. Оболочки клеток тонкие. Во многих клетках встречаются очень крупные друзы оксалата кальция, занимающие почти всю их полость. В клетках мезофилла имеется большое количество хлоропластов, которые и придают листу темно-зеленую окраску. Среди клеток мезофилла имеются большие полости, заполненные слизью. Эти полости располагаются отдельными группами, несимметрично, главным образом (в большем числе) под наружным эпидермисом, на верхней стороне листа, ближе к его краям. На поперечном срезе листа они имеют продолговатую, неправильно многоугольную форму. Центральный проводящий пучок листа, образующий главную жилку, сложный, по форме сходный с дугой. Он обычно состоит из 3, иногда 4 открытых коллатеральных пучков. Этот дугообразный комплекс проводящих пучков значительно изменяется по форме и величине у листьев разного размера. В основании пластинки некоторых листьев, в месте ее прикрепления к черешку, дуга образует почти закрытый или полностью закрытый цилиндр. Количество составляющих дугу проводящих пучков изменяется не только у листьев различных размеров, но и на различных уровнях листовой пластинки, уменьшаясь от ее основания к верхушке. Справа и слева от центрального пучка симметрично расположены остальные пучки, также открытые коллатеральные. В них хорошо выражены флоэма и ксилема. Камбий слабо развит. Под проводящим пучком, гранича с флоэмой, и непосредственно под верхним эпидермисом имеется механическая ткань, представленная колленхимой. Эта ткань иногда может образовывать непрерывный слой по всей абаксиальной поверхности расположенных в виде дуги проводящих пучков (рис. 1, *А*).

Верхний и нижний эпидермис покрыт тонким слоем кутикулы. Кутикула имеет довольно однородную толщину; она образует довольно массивные скопления только над центральной частью замыкающих клеток устьиц, иногда между замыкающими и сопровождающими клетками. Этот более толстый слой кутикулы деформирует замыкающие клетки и как бы

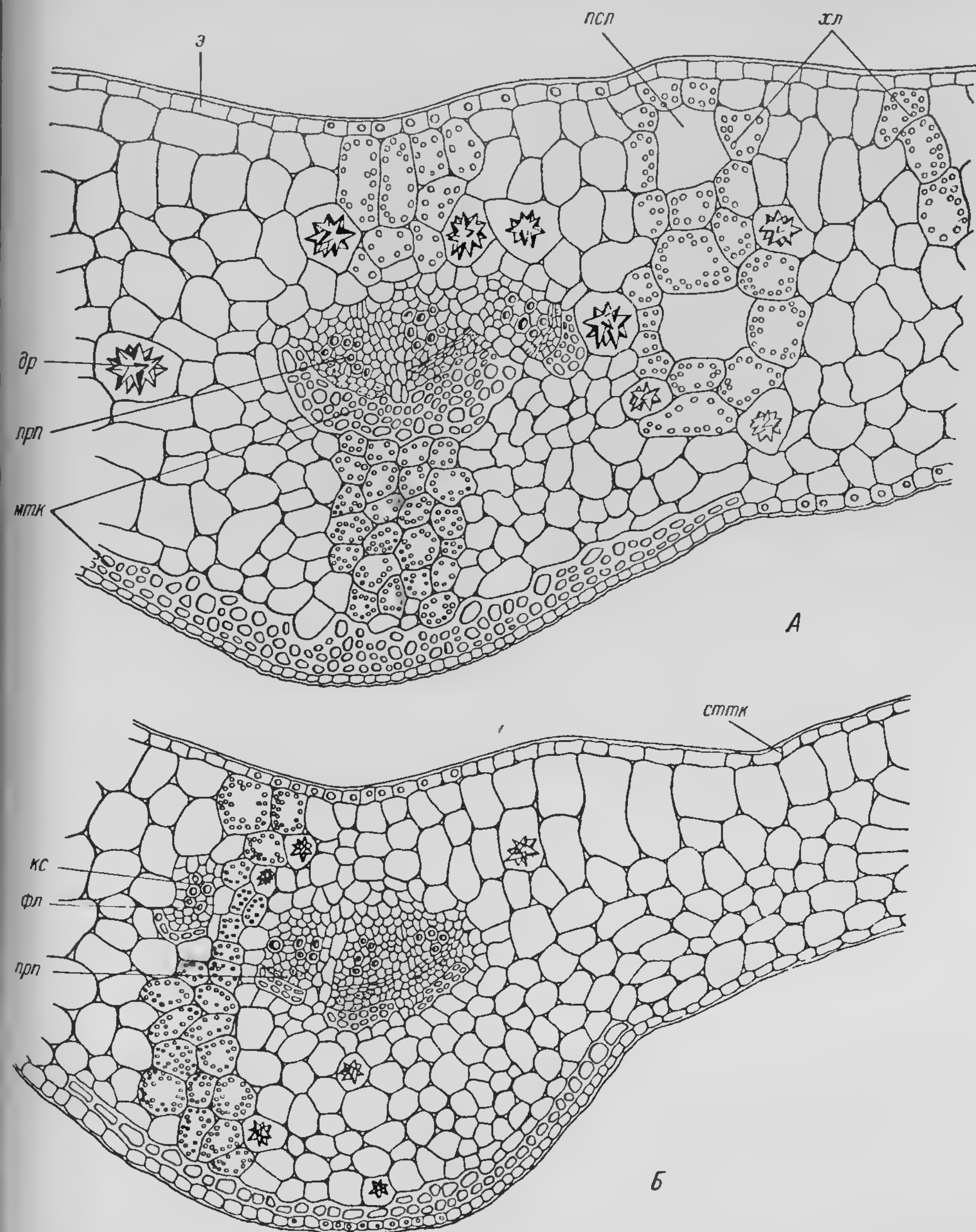


Рис. 1. Поперечный срез листа кактуса *Pereskia aculeata*, выращенного в естественных световых условиях (*А*) и при освещении люминесцентными лампами (*Б*).

э — эпидермис, *псл* — полости со слизью; *прп* — проводящие пучки; *др* — друзы оксалата кальция; *мтк* — механическая ткань; *фл* — флоэма; *кс* — ксилема; *хл* — хлоропласты; *сттк* — столбчатая ткань.

вдавливает их в эпидермис. Клетки эпидермиса гораздо мельче клеток мезофилла. Клетки верхнего эпидермиса над средней жилкой листа меньших размеров, чем клетки, расположенные у краев листа. Устьица имеются на верхнем и нижнем эпидермисе. Замыкающие клетки устьиц имеют бобовидную форму. Сопровождающих клеток 3, все они разных размеров, имеют форму полумесяца и тонкие оболочки. Ориентированы они параллельно замыкающим клеткам устьиц. В клетках эпидермиса хлоропла-

стов нет. Оболочки клеток нижнего эпидермиса более извилистые, чем у верхнего, а сами клетки имеют больше устьиц (рис. 2, *А*, *Б*).

Растения *P. aculeata*, в возрасте 45 дней, подвергавшиеся действию света люминесцентных ламп, через 2 недели образовали новые побеги. Растения, выращенные при свете ламп накаливания, не изменились.

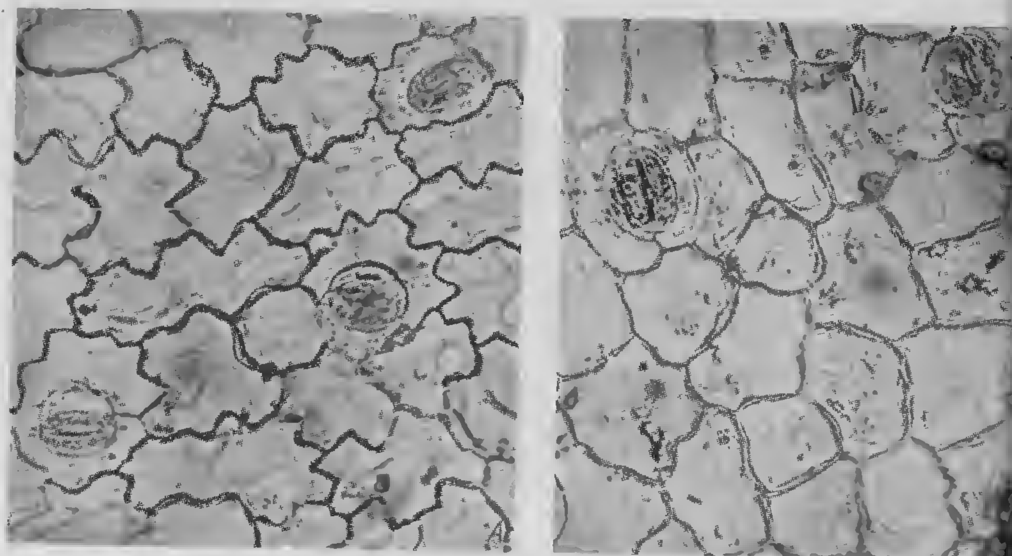


Рис. 2. Верхний (*А*) и нижний (*Б*) эпидермис листа *Pereskia aculeata*.

По сравнению с контрольными растениями, находившимися при естественном освещении, растения *P. aculeata* в камере с люминесцентными лампами имели меньшие размеры (табл. 1) и толщину сформированных листьев и иное расположение колючек. У контрольных растений листья были мясистые, с колючками в их пазухах, а у растений, облучавшихся люминесцентным светом, — тонкими, лишенными колючек.

ТАБЛИЦА 1

Влияние условий освещения на размеры листовой пластинки *Pereskia aculeata*

Варианты	Длина листовой пластинки, см	Ширина листовой пластинки, см
Естественное освещение	7±0.5	3±0.5
Люминесцентные лампы	5.5±0.5	3±0.5
Лампы накаливания	7±0.5	3±0.5

Как видно из таблицы, листья растений, освещавшихся лампами накаливания, в морфологическом отношении не отличались от контрольных. Нами не отмечено также различий и в их анатомическом строении. Между тем листья растений, выращенных под люминесцентными лампами, имели ряд анатомических особенностей по сравнению с контрольными растениями. На поперечном срезе прежде всего отчетливо видна разница в толщине листьев (рис. 1, *Б*). У листьев контрольных растений насчитывается 10 слоев клеток мезофилла, а у листьев растений в опыте на 2 слоя меньше. Число проводящих пучков в листьях у контрольных и у опытных растений одинаково. Однако у опытных растений наблюдается уменьшение числа и размеров полостей со слизью. Они обнаруживаются в основном под нижним эпидермисом по краям листа. У листьев опытных растений ближе к краям листовой пластинки хорошо выражена столбчатая ткань. В клетках мезофилла уменьшается количество друз оксалата кальция и их размеры мельче по сравнению с контролем. Механическая ткань в листьях опытных растений развита слабо. Отмечен 1 слой этой ткани со слабоутолщенными оболочками клеток, расположенный под нижним эпидермисом и в виде узких полосок над проводящими пучками.

Таким образом, свет люминесцентных ламп вызвал у *P. aculeata* ряд морфологических и анатомических изменений у листьев по сравнению с растениями, находившимися при естественном освещении. При освещении лампами накаливания анатомия листьев *P. aculeata* оказалась близкой к таковой у растений, выращенных при естественном освещении. Поскольку интенсивность освещения и температура в разных вариантах опыта были примерно одинаковыми, эти различия надо объяснить, по-видимому, прежде всего различиями в спектральном составе света. Люминесцентный свет почти лишен инфракрасной радиации, а свет ламп накаливания и естественный свет содержат ее в значительном количестве. Наличие инфракрасной радиации способствует более мощному развитию механической ткани и росту листовой пластинки. При люминесцентном освещении тормозится рост листа, механическая ткань развивается слабее и наблюдается уменьшение числа слоев и размеров клеток мезофилла, что приводит к утончению листовой пластинки.

Rebutia minuscula Schum.

Ребуция мелковатая — кактус шарообразной формы с очень мясистым стеблем. На стебле *R. minuscula* имеются многочисленные бугорки, так называемые ареолы, расположенные по спирали на гранях ребер стебля. По мнению Буксбаума (Buxbaum, 1953), они гомологичны пазушным почкам других двудольных. Из ареол развиваются пучки колючек. Они бесцветные, тонкоигольчатые, щетинистые. Эпидермис колючек пропитан карбонатом кальция и пектином. Длина колючек у исследованных нами растений колебалась от 2 до 3 мм. Между колючками формируются волоски. Колючки возникают непосредственно из меристемы точки роста ареолы, а волоски — из нижерасположенного эпидермиса. Функция колючек, по данным Буксбаума (1953), самая разнообразная (защитная, уменьшение степени транспирации). Наиболее важная функция колючек — их способность поглощать воду из воздуха. Максимальный размер стебля ребуции при выращивании в условиях нашей оранжереи достигал 25 мм.

Как показали фенологические наблюдения, высеянные семена всходили неодновременно, хотя находились в одинаковых условиях температуры и влажности. Большинство семян взошло через 2 недели. С двухнедельного возраста нами проводились наблюдения за морфологическими изменениями этих растений (табл. 2). Все растения в этом возрасте были примерно одинакового размера. У них начиналось развитие колючек, которые появляются прежде всего на верхушке стебля в виде венчика (из 4 колючек). Через месяц число пучков колючек достигает 5, постепенно увеличиваясь по мере роста стебля. Как видно из табл. 2, к двухлетнему возрасту длина и диаметр стебля увеличиваются до 25 мм, количество спиралей — до 17, а количество колючек в пучке — до 16. У ребуции мелковатой заложение и развитие колючек идет от вершины стебля к основанию, т. е. базипетально.

ТАБЛИЦА 2

Данные о развитии *Rebutia minuscula* при естественном освещении

Возраст растений	Длина стебля, мм	Диаметр стебля, мм	Количество колючек в пучке	Количество спиралей
2 недели	0.5±0.1	0.5±0.1	4	1
1 месяц	8±0.5	6±0.5	4	5
3 месяца	8±0.5	7±0.5	4	5
1 год	18±0.5	16±0.5	14	7
2 года	25±0.5	25±0.5	16	17

Стебель имеет многогранную форму. Пучки колючек располагаются на его ребрах. В центре стебля по кругу располагаются проводящие пучки. Число их колеблется от 11 до 16. От центральных пучков отходят васкулярные тяжи к основанию каждой колючки. Проводящие пучки открытого коллатерального типа. Они состоят из флоэмы и ксилемы, между которой располагается камбий, состоящий из нескольких рядов клеток. Флоэма представлена ситовидными трубками и клетками спутниками, ксилема — кольчатыми и спиральными сосудами (рис. 3). Между сосудами ровными рядами расположены клетки древесной паренхимы.

Эпидермис стебля мелкоклетный, снаружи покрыт тонким слоем кутикулы. Клетки эпидермиса с поверхности с извилистыми оболочками, с небольшими ядрами, хлоропласты отсутствуют. Устьица расположены редко. Они состоят из двух замыкающих клеток с хлоропластами и четырех сопровождающих клеток. Эти клетки имеют полулунную форму и неодинаковы по размерам (рис. 4, *А*, *Г*). Под эпидермисом расположены 2—3 ряда небольших многогранных паренхимных клеток с тонкими оболочками. В них хлоропласты не обнаружены. Основная паренхима состоит из крупных округлых клеток. Они имеют тонкую оболочку, небольшое ядро и много мелких хлоропластов. Между клетками основной паренхимы имеются хорошо выраженные межклетники. По направлению от периферии к центру стебля клетки основной паренхимы и межклетники становятся значительно крупнее (рис. 4, *Б*). В клетках центральной части стебля содержится много мелких крахмальных зерен (рис. 4, *В*). В этих клетках имеются крупные вакуоли. Все клетки основной паренхимы, особенно центральные, содержат слизь.

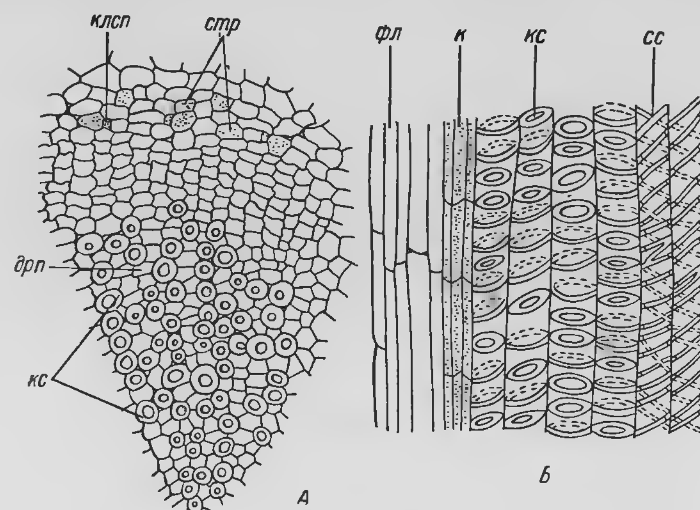


Рис. 3. Поперечный (*А*) и продольный (*Б*) срезы проводящего пучка стебля кактуса *Rebutia minuscula* Schum.

фл — флоэма; *стр* — ситовидные трубки; *клсп* — клетки-спутники; *к* — камбий; *кс* — кольчатые сосуды; *сс* — спиральные сосуды; *дрп* — древесная паренхима.

Спектральный состав света оказывает некоторое влияние на форму стебля ребуции мелковатой. Стебли растений, освещавшихся люминесцентными лампами, приобрели вытянутую форму, а при свете ламп накаливания они сохранили свойственную им шарообразную форму (табл. 3).

Как указывает Буксбаум (1953), недостаточная освещенность, избыток органических веществ в почве и другие факторы оказывают влияние на тип колючек. Однако в наших условиях не наблюдалось различий в развитии колючек и количестве спиралей между опытными и контрольными растениями.

В морфологии и анатомии стебля между контрольными и опытными растениями этого вида существенных различий нами не обнаружено.

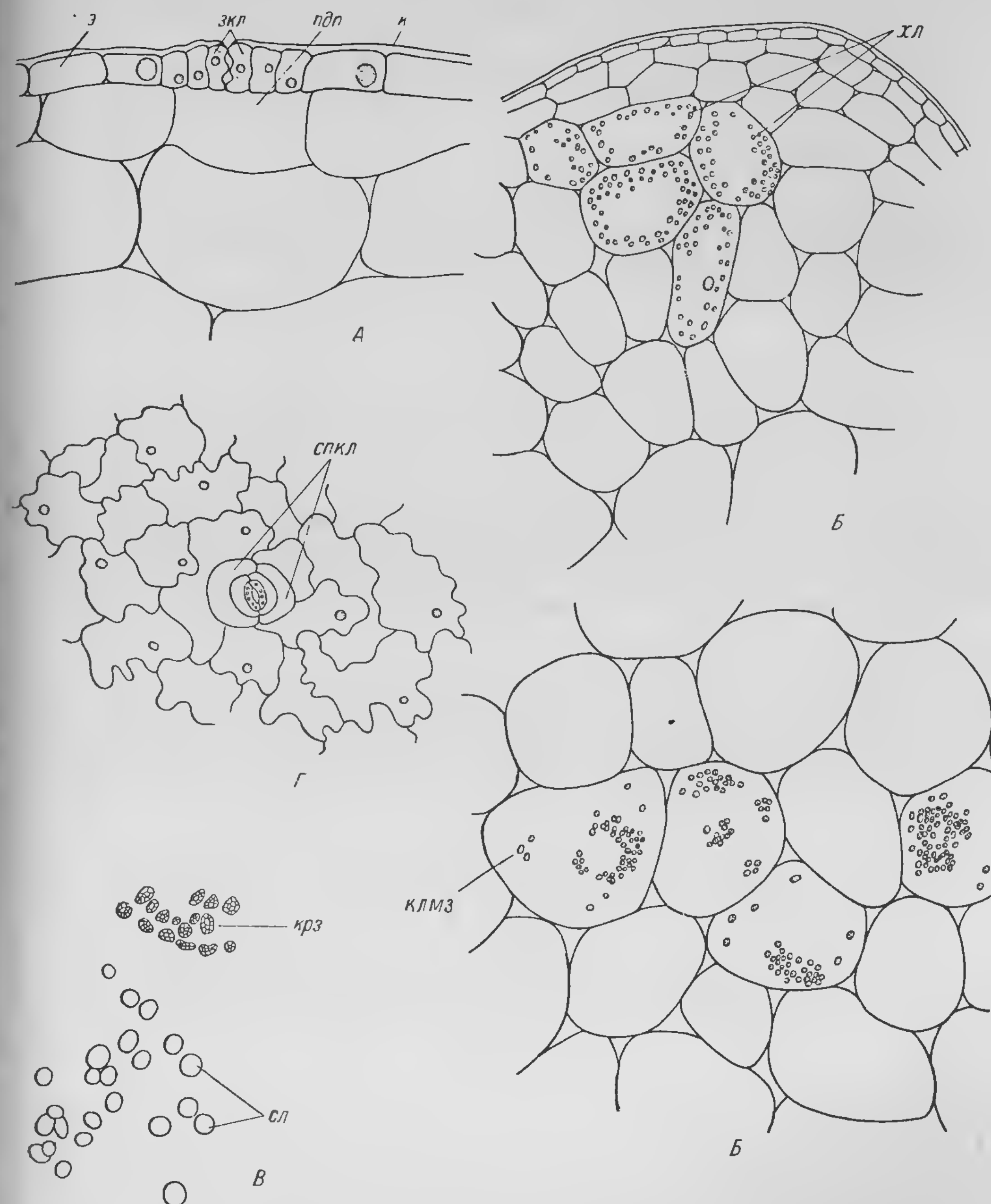


Рис. 4. Фрагменты поперечного среза стебля кактуса *Rebutia minuscula* Schum.

А — поперечный срез через эпидермис и субэпидермальную ткань; *Б* — поперечный срез через наружную и центральную части стебля; *В* — включения запасных питательных веществ в клетках стебля; *Г* — эпидермис стебля. *э* — эпидермис; *зкл* — замыкающие клетки устьица; *спкл* — сопровождающие клетки устьица; *пдп* — подустьичная полость; *хл* — хлоропласты; *клмз* — клетки мезофилла; *крз* — крахмальные зерна; *сл* — слизь; *к* — кутикула.

Можно указать лишь на изменения формы клеток и уменьшение диаметра стебля при освещении люминесцентными лампами.

Таким образом, проведенные нами исследования листа и стебля двух видов кактусов — *Pereskia aculeata* и *Rebutia minuscula* — позволяют сделать вывод, что различные световые условия оказывают значительное влияние на рост и анатомо-морфологические признаки этих суккулентов. В наших опытах различия в условиях освещения были обусловлены различным составом света, так как интенсивность его во всех вариантах опыта была одинаковой.

ТАБЛИЦА 3

Морфология *Rebutia minuscula*, выращенной в зависимости от спектрального состава света

Варианты	Длина стебля, мм	Диаметр стебля, мм	Количество колючек в пучке	Количество спиралей
Контроль	15±0.5	8±0.5	14	7
Лампы накаливания	17±0.5	11±0.5	14	7
Люминесцентные лампы	20±0.5	9±0.5	14	7

Данные о влиянии инфракрасной радиации на растения весьма противоречивы. Одни авторы сообщают, что инфракрасное излучение вызывает удлинение стебля или не оказывает влияния на формообразовательные процессы (Ван дер Вин и Мейер, 1962). Другие (Мошков, 1966) утверждают, что увеличение количества инфракрасных лучей в источнике света способствует формированию компактного стебля с короткими междоузлиями и развитию семядольных листьев. Присутствие инфракрасной радиации в источнике излучения весьма существенно для роста и формирования нормальной анатомической структуры кактусов. По литературным данным, суккуленты поглощают до 30—50% инфракрасных лучей, что не может не оказать влияния на их строение и жизнедеятельность. Нами выявлена зависимость формы роста стебля *Rebutia minuscula*, а также размеров и дифференцировки листа *Pereskia aculeata* от наличия в источнике излучения инфракрасной радиации.

Итак, данные, полученные в наших опытах, свидетельствуют об адаптации кактусов *Pereskia aculeata* и *Rebutia minuscula* к свету, обогащенному инфракрасной радиацией.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1966). Анатомия растений. — Ван дер Вин Р. и Г. Мейер. (1962). Свет и рост растений. М. — Клешнин А. Ф. (1954). Растения и свет. — Леман В. М. (1955). Люминесцентные лампы как источник радиации для культурных растений в закрытом грунте. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, X. — Мошков Б. С. (1966). Выращивание растений при искусственном освещении. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Шульгин И. А. (1973). Растение и солнце. — Buxbaum F. (1953). Morphology of cacti, 1. — Nordhausen M. (1903). Über Sonne- und Schattenblätter. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 21. — Penfound W. T. (1931). Plant anatomy as conditioned by light intensity and soil moisture. Amer. J. Bot., 18.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

Получено 8 IV 1974.

УДК 582 : 582.683.2

В. Ф. Голубкова

СИСТЕМА РОДА *DONTOSTEMON* ANDRZ. EX C. A. MEY. (*CRUCIFERAE*)

V. PH. GOLUBKOVA. SYSTEM OF THE GENUS *DONTOSTEMON* ANDRZ. EX C. A. MEY. (*CRUCIFERAE*)

В статье дается новая система азиатского рода *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey., основанная на сравнительно-морфологическом, карпологоанатомическом и палинологическом изучении видов, относимых к этому роду. В понимании автора, род содержит 9 видов, из которых на территории СССР встречается 7. Род *Dontostemon* подразделен на 2 секции, одна из которых делится на 3 ряда. Вид *D. pectinatus* (DC.) Ledeb. отнесен к роду *Dimorphostemon* Kitag. В данной статье нами сделаны небольшие уточнения диагнозов секций и рядов.

Dontostemon Andrz. ex C. A. Mey. 1831, in Ledeb. Fl. Alt. 3 : 4, 118, nom. conserv.

Typus: *D. integrifolius* (L.) C. A. Mey. (*Sisymbrium integrifolium* L.).

Sect. I. *Pseudoclausia* V. Golubk. 1950, Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 9 : 94. — Annui; folia comparative magna, dentata; indumentum densum simplex et glandulosum; flores et siliquae majores, quam in cetera sectione; embryo pleurorrhizus.

Typus: *D. hispidus* Maxim. Sectio monotypica.

Sect. II. *Dontostemon*. — Sect. *Symphyodynamis* Turcz. 1842, Bull. Soc. Natur. Moscou 15, 2 : 268; Maxim. 1858, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 9 : 45; В. Голубк. 1950, Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 9 : 95. — Annui, biennes vel perennes; folia mediocria, sat angusta, integra vel denticulata; indumentum simplex vel breve glandulosum; flores siliquaeque parvi vel mediocres; embryo oblique notorrhizus vel notorrhizus.

Typus: *D. integrifolius* (L.) C. A. Mey.

Ser. 1. Annui V. Golubk. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 9 : 95. — Annui vel biennes; pro maxima parte floribus parvis et siliquis tenuis.

Typus: *D. integrifolius* (L.) C. A. Mey.

Species: *D. dentatus* (Bunge) Ledeb., *D. intermedius* Worosch., *D. integrifolius* (L.) C. A. Mey. (varietates: var. *integrifolius* (=var. *glandulosus* Maxim.) et var. *eglandulosus* (DC.) Trautv. (=*Sisymbrium eglandulosum* DC.)), *D. micranthus* C. A. Mey.

Ser. 2. *Perennes* V. Golubk. 1950, Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 9 : 99. — Perennes; folia non carnosa.

Typus: *D. perennis* C. A. Mey.

Species: *D. perennis* C. A. Mey., *D. senilis* Maxim.

Ser. 3. *Crassifolii* V. Golubk., 1950, Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 9 : 101. — Perennes; folia carnosula; siliquae latiusculae; caules in parte inferiore pallide virescentes.

Typus: *D. crassifolius* Bunge ex Maxim.

Species: *D. crassifolius* Bunge ex Maxim., *D. elegans* Maxim.

Исключенные из рода *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey. виды:

Dontostemon brevipes Bunge, 1848, Arb. Naturf. Ver. Riga, 1, 2 : 147 → *Strigosella brevipes* (Bunge) Botsch. 1972, Бот. ж., 57, 9 : 1041.

Dontostemon circinatus Bunge, l. c. : 148 → *Strigosella circinata* (Bunge) Botsch. l. c. : 1042.

Dontostemon grandiflorus Bunge, l. c. : 147 → *Strigosella grandiflora* (Bunge) Botsch. l. c. : 1044.

Dontostemon scorpioides Bunge, l. c. : 150 → *Strigosella scorpioides* (Bunge) Botsch. l. c. : 1041.

Dontostemon pectinatus (DC.) Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 175 → *Dimorphostemon pectinatus* (DC.) V. Golubk. 1974, Бот. ж., 59, 10 : 1453.

Dontostemon glandulosus (Kar. et Kir.) O. E. Schulz, 1930, Notizbl. Bot. Gart., Berlin, 10, 96 : 554 → *Dimorphostemon glandulosus* (Kar. et Kir.) V. Golubk. l. c. : 000.

Ленинградский государственный университет.

Получено 29 IV 1974.

УДК 581.524.4 : 553.555 (252.51)(574.13)

И. Н. Сафронова

О РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕЛОВЫХ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ ЗАПАДНОЙ СТЕПНОЙ ЧАСТИ АКТЮБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

I. N. SAFRONOVA. ON THE VEGETATION OF CHALK ELEVATIONS IN THE WESTERN STEPPE PART OF AKTUBINSK REGION

В статье дается характеристика растительности меловых возвышенностей западной степной части Актюбинской области. Особенностью растительности меловых обнажений и остаточно-карбонатных почв является господство сообществ, в которых доминируют растения иных, чем в зональных степях, жизненных форм. Во всех подзонах на мелах обильно представлены сообщества, сформированные кальцефильно-петрофильными, галофильно-петрофильными и галофильными полукустарничками, причем эдификаторами этих полукустарничковых сообществ в разных подзонах являются различные виды. По растительному покрову мелов можно судить о зональном положении территории и уточнять границы зональных полос I и II порядка.

Флора и растительность меловых обнажений издавна привлекали внимание многочисленных исследователей своим своеобразием. Но если описанию меловой растительности Европейской части СССР посвящено большое количество работ, в том числе работ крупнейших ботанико-географов (Краснов, 1893; Талиев, 1896, 1905; Литвинов, 1902; Дубянский, 1903, 1905; Сукачев, 1903; Козо-Полянский, 1931; Смирнов, 1934; Виноградов, Голицын, 1963, и многие другие), то растительность меловых возвышенностей Западного Казахстана до настоящего времени изучена недостаточно. В опубликованных немногочисленных статьях анализируется флора этих возвышенностей: приводятся списки видов, рассматривается изменение обилия одного и того же вида и его приуроченности к разным элементам рельефа в зависимости от географического положения возвышенности; фитоценотической же характеристике растительности уделено небольшое внимание (Савич, 1906, 1908; Ильин, 1928; Ильин, Рожевиц, 1928; Черкасова, 1965, 1970; Кольченко, Макарова, 1966; Кольченко, 1967; Черкасова, Черкасов, 1970).

Во время работ на территории Актюбинской области, цель которых состояла в изучении общих закономерностей растительного покрова и проведении ботанико-географического районирования, мы занимались также изучением растительности мелов. Обращалось внимание не только на своеобразие флоры меловых обнажений и описание характерных для них сообществ, но главным образом на изменения в составе и структуре сообществ в направлении с юга на север в различных подзонах степной зоны. Отличия в растительности меловых возвышенностей, которые занимают большие площади на западе Актюбинской области, использовались для уточнения зональных и подзональных границ.

В последнее время высказывается точка зрения о том, что при проведении ботанико-географического районирования и установлении ботанико-географических рубежей необходимо принимать во внимание растительность не только плакорных, но и неплакорных местообитаний, которая имеет специфические черты в различных природных регионах (Карамышева, Рачковская, 1966, 1969, 1973; Лавренко, 1968). Изучение меловой растительности Западного Казахстана дало материал для подтверждения высказанной точки зрения.

Актюбинская область располагается в двух полосах I порядка (подзонах) степной зоны: в полосе опустыненных степей на светлокаштановых почвах и в полосе сухих степей, которая делится на две полосы II порядка — сухих дерновиннозлаковых степей на каштановых почвах (южная полоса) и сухих дерновиннозлаковых степей на темнокаштановых почвах (северная полоса).

Исследованные нами меловая возвышенность Орындыкты и южная часть меловой возвышенности Акчатау расположены в подзоне опустыненных степей; северная часть возвышенности Акчатау лежит в полосе сухих степей на каштановых почвах, а Карагандинские горы и возвышенность с горой Шанграу — в полосе сухих степей на темнокаштановых почвах.

По характеру рельефа меловые возвышенности делятся на два типа: 1 — с обнажениями мела, 2 — увалистые, без обнажений мела. Растительный покров первых отличается более сложной структурой по сравнению со вторыми, что связано с разнообразием элементов рельефа, большей неоднородностью экологических условий и с различиями в степени сформированности почвенного покрова.

Перейдем к характеристике растительного покрова меловых возвышенностей.

Меловые возвышенности с обнажениями мела в полосе опустыненных степей на светлокаштановых почвах

Меловая возвышенность Орындыкты расположена на левобережье р. Уил, в 35 км к СВ от пос. Уил. Края возвышенности расчленены, имеются обнажения чистого мела. Намечается дифференциация склона мелового обнажения на «лоб» — наиболее выпуклую верхнюю часть, «скат» — более пологую нижнюю и «бока» (Талиев, 1905; Семенова-Тян-Шанская, 1954). Эти элементы рельефа характеризуются своеобразным набором растительных сообществ. На «лбах» распространены очень разреженные группировки с общим проективным покрытием до 15%, образованные кальцефильно- и гало-петрофильными полукустарничками *Anabasis truncata* и *Nanophyton erinaceum*,[1] иногда со значительным участием кальцефильного разнотравья — *Seseli glabratum*, *Astragalus tauricus*, *Matthiola fragrans*, *Scabiosa isetensis*: ежовниковые, тасбиюргуновые, ксерофитно-разнотравно-ежовниковые.

Ниже, на «скате», где имеется рыхлый субстрат из меловой щебенки, состав группировок изменяется. Здесь распространены биюргуново-тасбиюргуновые (Nanophyton erinaceum+Anabasis salsa), ломкоколосниково-биюргуновые (Anabasis salsa+Psathyrostachys juncea) группировки, проективное покрытие в которых увеличивается до 30%.

По нижним частям и по «бокам» склонов обнажений происходит накопление делювия и формируются малоразвитые почвы. В этих местообитаниях группировки кальцефилов уступают место сообществам пустынно-степного полукустарничка *Artemisia lercheana*: житняково-терескеново-белополынным (Artemisia lercheana+Eurotia ceratoides+Agropyron desertorum), прутняково-белополынным (Artemisia lercheana+Kochia prostrata), биюргуново-белополынным (Artemisia lercheana+Anabasis salsa).

По «бокам» обнажений наряду с белополынными представлены разнообразные ксерофитноразнотравные сообщества, сложенные галофильно-степными видами *Linosyris villosa* и *L. tatarica*, кальцефилом *Echinops meyeri*, степным петрофилом *Onosma simplicissimum*, псаммофилами — *Silene parviflora*, *Helichrysum arenarium*.[2] В сообществах присутствует *Artemisia salsoloides*, встречающаяся только на мелах.

В логах, где формируется остаточно-карбонатная почва, значительную роль начинают играть злаки *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, появляется степной кустарник *Spiraea hypericifolia*, характерны разнотравно-типчаково-тырсово-спирейные сообщества.

На плоских вершинках обнажений в горах Орындыкты доминируют сообщества пустынного типа: ломкоколосниково-биюргуново-тонковатополынные (Artemisia gracilescens+Anabasis salsa+Psathyrostachys juncea), терескеново-ломкоколосниково-серополынные (Artemisia terrae-albae var.

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР» и по 4-му выпуску «Растений Центральной Азии».

[2] Еще В. И. Талиев (1905) отмечал, что многие представители меловой растительности встречаются и на песках.

semiarida+Psathyrostachys juncea+Eurotia ceratoides), а по плоским западинам — терескеново-житняковые (Agropyron desertorum+Eurotia ceratoides).

Шлейфы заняты опустыненными степями: прутняково-тырсиково-типчаковыми (Festuca valesiaca+Stipa sareptana+Kochia prostrata), сообществами местами с *Eurotia ceratoides*, реже с *Caragana balchaschensis* на остаточно-карбонатных почвах в комплексе с чернополынными (Artemisia pauciflora) и чернополынно-камфоросмово-биюргуновыми (Anabasis salsa+Camphorosma monspeliacum+Artemisia pauciflora) сообществами на небольших по площади солонцах.

Делювиально-пролювиальные равнины, окружающие меловые горы Орындыкты, находятся под влиянием этих гор. Почвы равнин тяжелые по механическому составу, местами переходят в остаточно-карбонатные с разной степенью развитости почвенного профиля (Новикова, Стороженко, 1964), в связи с чем растительный покров равнин неоднороден. На волнистых равнинах с остаточно-карбонатными почвами доминируют сообщества тонковатополынной формации: камфоросмово-тонковатополынные (Artemisia gracilescens+Camphorosma monspeliacum), кокпеково-тонковатополынные (Artemisia gracilescens+Atriplex cana), биюргуново-кокпековотонковатополынные (Artemisia gracilescens+Atriplex cana+Anabasis salsa).

Злаковые сообщества приурочены к отрицательным формам рельефа. По плоским западинам отмечены тонковатополынно-тырсиковые сообщества (Stipa sareptana+Artemisia gracilescens), по более глубоким, где условия увлажнения лучше и почвы более выщелочены, — австрийскополынно-злаковые с кустарниками [Spiraea hypericifolia, Caragana balchaschensis] Stipa lessingiana, S. capillata, Festuca valesiaca+Artemisia austriaca.

Меловая возвышенность Акчатау вытянута в меридиональном направлении по правобережью рек Уил и Киил. Мы пересекли часть возвышенности, протяженностью примерно 115 км от пос. Уил на юге до пос. Новонадеждинский на севере. Как отмечено ранее, возвышенность Акчатау лежит в пределах двух полос степной зоны: в полосе опустыненных степей и полосе сухих степей, граница между которыми проходит по р. Кульшигай (приток р. Жаксыбай) и р. Шили (приток р. Киил) по 49°40′ с. ш. В полосе опустыненных степей мы осмотрели обнажения восточного края возвышенности, обращенного к р. Киил в 40 км к С от пос. Уил.

Как и в горах Орындыкты, на «лбах» обнажений Акчатау распространены разреженные ежовниковые, кальцефитно-петрофитноразнотравноежовниковые, кальцефитно-петрофитноразнотравные и тасбиюргуновые группировки.

На «скатах» большие площади занимают группировки с участием *Artemisia salsoloides*: эфедрово-солянкополынные (A. salsoloides+Ephedra distachya), солянкополынно-разнотравные (Centaurea ruthenica, Scabiosa isetensis, Echinops meyeri, Onosma simplicissimum+Artemisia salsoloides), характерны также тасбиюргуново-тонковатополынные.

На вершинках меловых обнажений, где распространены несформировавшиеся остаточно-карбонатные почвы, растительный покров представлен большим количеством серийных сообществ. Значительные площади занимают камфоросмово-тонковатополынные с ломкоколосником сообщества, сообщества белополынно-житняковые (Agropyron desertorum+Artemisia lercheana) с участием *Eurotia ceratoides*, *Caragana balchaschensis* и кальцефильным разнотравьем — *Astragalus tauricus*, *Echinops meyeri*. Большим разнообразием отличаются грудницевые сообщества (из *Linosyris villosa* и *L. tatarica*). Эти сообщества характеризуются участием *Caragana balchaschensis* и *Eurotia ceratoides* и довольно большим проективным покрытием (до 50%).

На плоских потяжинах и в западинах господство переходит к злакам и обильному разнотравью. Нами отмечены разнотравно-злаково-белополынные с *Eurotia ceratoides* и *Caragana balchaschensis* сообщества, белополынно-разнотравно-ковылково-тырсовые с *Eurotia ceratoides*. Разнотравье состоит в основном из степных мезоксерофилов (*Silene wolgensis*, *Astragalus testiculatus*, *Verbascum phoeniceum*, *Adonis wolgensis*) с примесью псаммофилов (*Euphorbia seguieriana*, *Syrenia siliculosa*), а также ксерофилов (*Linosyris villosa*) и кальцефилов (*Echinops meyeri*).

Своеобразием растительности отличаются лога, характерные для расчлененного восточного края возвышенности и имеющие разную глубину вреза. Глубокие лога заняты мощными зарослями *Spiraea hypericifolia*, в которых принимает участие мезофильный кустарник *Lonicera tatarica*. По нижним частям склонов логов распространены разнотравные сообщества, где наряду с сухостепными видами обильны мезофилы и ксеромезофилы: *Thymus marschallianus*, *Filipendula hexapetala*, *Veronica spuria*, *Salvia stepposa*, *Syrenia siliculosa*, *Verbascum phoeniceum*, *Hieracium virosum*, *Galium ruthenicum*, *Euphorbia seguieriana*, *Onosma simplicissimum*, *Centaurea ruthenica*. Верхние плоские части логов также покрыты разнотравными сообществами, но с иным набором видов, среди которых преобладают более ксерофильные: *Linosyris villosa*, *Echinops meyeri*, *Linum perenne*, *Alyssum lenense*, *Astragalus tauricus*, *Centaurea ruthenica*, *Syrenia siliculosa*, *Thymus cretaceus*, *Thesium ramosum*, *Polygala comosa*, *Kochia prostrata*, *Salvia stepposa*, *Scabiosa isetensis*.

Таким образом, меловые обнажения в полосе опустыненных степей характеризуются распространением серий сообществ (Карамышева, 1960; Гуричева и др., 1967), с преобладанием кальцефильно-петрофильных, галофильно-петрофильных и галофильных полукустарничков.

Состав этих сообществ существенно отличается как от плакорных степных, так и от сообществ других местообитаний (солонцов, выходов пород иной литологии и др.). Только на мелах встречаются такие виды, как *Scabiosa isetensis*, *Anabasis truncata*, *Echinops meyeri*, *Artemisia salsoloides*, *Eurotia ceratoides*, *Caragana balchaschensis*.

Очень своеобразен набор сообществ, основные из которых были перечислены выше. В отличие от плакорных сообществ большое участие в них принимают виды, которые в других местообитаниях не играют существенной роли в сложении растительного покрова.

Меловые возвышенности с обнажениями мела в полосе сухих степей с каштановыми почвами

В полосе сухих степей мы обследовали участок меловой возвышенности Акчатау в 65 км к ССЗ от пос. Уил, где ее обнаженный край, обращенный к р. Талдысай, имеет грядово-лощинный рельеф. Обнажения невысокие, с пологими склонами, покрытыми щебенкой. Сильно эродированные склоны занимают небольшие площади. Серийные сообщества, приуроченные к ним, сходны с таковыми в полосе опустыненных степей: также преобладают полукустарничковые сообщества — тасбиюргуновые, ежовниковые, тонковатополынные. Кроме них, встречаются сообщества, в которых большое участие принимает западноказахстанский вид *Artemisia lessingiana*, не заходящий на выходы мела в полосе опустыненных степей, и отмечены своеобразные группировки с доминированием четырех видов — *Anabasis truncata*, *Artemisia lessingiana*, *Nanophyton erinaceum*, *Camphorosma monspeliacum*.

Отличается от полосы опустыненных степей и состав сообществ на малоразвитых остаточно-карбонатных почвах по бокам гряд, нижним частям склонов и логам. В полосе опустыненных степей большую роль в этих сообществах играет *Caragana balchaschensis*, в полосе сухих степей она замещается кальцефильным видом *Convolvulus fruticosus*. Из сообществ с участием *C. fruticosus* для «боков» склонов характерны белополынно-злаковые (Stipa lessingiana, Festuca valesiaca+Artemisia lercheana), для нижних частей склонов — разнотравно-типчаково-ковылковые.

Меняется и состав разнотравья и злаков по сравнению с полосой опустыненных степей. Например, в травянистом покрове в зарослях *Spiraea hypericifolia* по логам господство переходит уже к мезофильным и ксеро-

фильным видам и формируются австрийскополынно-осочковые (Carex supina+Artemisia austriaca) и осочково-разнотравно-красноковыльные (Stipa rubens+Herbae stepposae+Carex supina) сообщества. Разнотравье представлено ксеромезофилами — *Phlomis tuberosa*, *Veronica spuria* и мезоксерофилами — *Galium ruthenicum*, *Verbascum phoeniceum*, *Syrenia siliculosa*.

Из сказанного видно, что в полосе сухих степей с каштановыми почвами меловые возвышенности характеризуются наличием специфических видов, таких как *Artemisia lessingiana* и *Convolvulus fruticosus*. Сообщества с участием этих видов приурочены в основном к остаточно-карбонатным почвам с разной степенью выраженности почвенного профиля.

Особенно большие площади сообществ с господством *Artemisia lessingiana* были описаны нами в верховьях балки Ацисай в 70 км к С от пос. Уил, где расположена плоскоувалистая возвышенность с остаточно-карбонатными каштановыми почвами. Здесь характерны ломкоколосниково-ксерофитноразнотравно-лессинговополынные (Artemisia lessingiana+Linosyris tatarica, Kochia prostrata+Psathyrostachys juncea) с *Eurotia ceratoides* и без ее участия, камфоросмово-лессинговополынные (Artemisia lessingiana+Camphorosma monspeliacum), лессинговополынно-грудницевые (Linosyris tatarica+Artemisia lessingiana), а на сильнощебнистых участках — ежовниково-лессинговополынные (Artemisia lessingiana+ +Anabasis truncata) сообщества. *Artemisia lessingiana* в полосе сухих степей с каштановыми почвами отмечена и в группировках на обнажениях мела.

Меловые возвышенности с обнажениями мела в полосе сухих степей с темнокаштановыми почвами

Горы Карагандинские, расположенные в 50 км к З от пос. Новоалексеевка на р. Бол. Хобда, нам удалось осмотреть в их южной части близ горы Суокбулактау (высота 237 м). Западная окраина гор имеет довольно значительные обнажения мела.

Видовой состав несформировавшихся серийных сообществ на мелах в этой полосе более богат и характеризуется преобладанием видов многолетнего разнотравья (*Matthiola fragrans*, *Zygophyllum macropterum*, *Tanacetum millefolium*, *Scabiosa isetensis*, *Seseli glabratum*, *Astragalus tauricus*, *Alyssum tortuosum*, *Euphorbia seguieriana*, *Echinops meyeri*, *Onosma simplicissimum*, *Centaurea ruthenica*, *Linum perenne*, *Artemisia salsoloides*), хотя кальцефильно- и галофильно-петрофильные полукустарнички (*Nanophyton erinaceum*, *Anabasis truncata*, *Camphorosma monspeliacum*) также играют существенную роль.

На малоразвитых остаточно-карбонатных почвах на вершинах обнажений и грядах шлейфов господствующими становятся сообщества тонковатополынной (*Artemisia gracilescens*) формации. На грядах шлейфов наряду с *A. gracilescens* обильна *A. lessingiana* и характерны ксерофильные злаки и разнотравье, входящие в состав злаково-ксерофитноразнотравно-полынных и ксерофитноразнотравно-полынных (Artemisia gracilescens, A. lessingiana+Herbae stepposae xerophyticae+Agropyron desertorum, Festuca valesiaca) сообществ.

Бо́льшие площади, чем на южнее расположенных возвышенностях, занимают злаковые сообщества, приуроченные к остаточно-карбонатным почвам по нижним частям склонов, логам и отрицательным формам рельефа на шлейфах. Их состав отличается от аналогичных сообществ на каштановых почвах более обильным и разнообразным сухостепным разнотравьем: *Serratula dissecta*, *Tanacetum achilleifolium*, *Syrenia siliculosa*, *Verbascum phoeniceum*, *Rindera tetraspis*, *Linosyris tatarica*, *Kochia prostrata*.

Самой северной является меловая возвышенность с горой Шанграу (высота 285 м) в 55 км к СЗ от пос. Новоалексеевка на р. Бол. Хобда, которую мы осмотрели в ее южной части. Для обнажений мела здесь характерны разреженные тасбиюргуновые и ежовниково-тасбиюргуновые

группировки, распространенные на обнажениях мелов и в других природных подзонах. Но наряду с ними здесь встречаются своеобразные группировки с участием *Artemisia salsoloides*, *A. lessingiana*, *Ephedra distachya*: солянковополынно-кальцефитноразнотравно-ежовниковые (Anabasis truncata+Tanacetum millefolium, Zygophyllum macropterum, Astragalus tauricus+Artemisia salsoloides), ежовниково-тасбиюргуново-лессинговополынные, разнотравно-ежовниковые (Anabasis truncata+Tanacetum millefolium), эфедровые (Ephedra distachya).

Характерным элементом рельефа являются лога с зарослями кустарников. В образовании зарослей принимает участие не только *Spiraea hypericifolia*, которая встречается в логах во всех подзонах, но и более мезофильный кустарник *Caragana frutex*. Такие кустарниковые заросли приурочены и к межувалистым понижениям шлейфов.

Увалы шлейфов заняты комплексными сухими степями, характерными для более южной полосы — сухих степей с каштановыми почвами. Это ксерофитноразнотравно-ковылковые (Stipa lessingiana+Tanacetum achilleifolium, Linosyris tatarica, Kochia prostrata) степи на остаточно-карбонатных темнокаштановых почвах и биюргуново-ломкоколоснико о-чернополынные, чернополынно-злаково-ромашниковые (Tanacetum achilleifolium+Psathyrostachys juncea, Stipa lessingiana+Artemisia pauciflora) сообщества на солонцах, занимающих небольшие площади.

Итак, в полосе сухих степей с темнокаштановыми почвами меловые возвышенности также имеют специфические черты. На обнажениях мела впервые отмечены такие виды, как *Onosma simplicissimum*, *Linum perenne*; в образовании зарослей кустарников по логам принимает участие не встречавшаяся до сих пор *Caragana frutex*.

Меловые возвышенности с увалистым рельефом

Следует упомянуть также об увалистых возвышенностях с остаточно-карбонатными почвами, где меловые отложения залегают близко к поверхности, но на поверхность не выходят.

В полосе опустыненных степей мы исследовали увалистую возвышенность в 10 км к З от пос. Уил. В ее растительном покрове доминируют полукустарничковые сообщества, приуроченные к грядам и образованные ксерофильным видом *Artemisia gracilescens* — биюргуново-тонковатополынные, ксерофитноразнотравно-тонковатополынные. Во всех сообществах принимает участие пустынно-степной кустарник *Caragana balchaschensis* и пустынный полукустарничек *Eurotia ceratoides*. К межгрядовым понижениям приурочены небольшие участки кустарниковых зарослей из *Spiraea hypericifolia* и бедные по составу злаковые сообщества — тонковатополынно-ксерофитноразнотравно-злаковые (Stipa sareptana, Agropyron desertorum+Euphorbia seguieriana, Syrenia siliculosa, Linosyris tatarica+Artemisia gracilescens) с *Eurotia ceratoides* и *Caragana balchaschensis* и др.

В полосе сухих степей с каштановыми почвами в растительном покрове возвышенности такого же типа, расположенной в верховьях балки Ацисай в 70 км к С от пос. Уил, также доминируют полукустарничковые сообщества, но образованы они не *Artemisia gracilescens*, а видом полыни, свойственным опустыненным степям — *A. lercheana*, и петрофильным видом *A. lessingiana*. *Caragana balchaschensis* в этих сообществах не встречается.

В полосе сухих степей с темнокаштановыми почвами для увалистых меловых возвышенностей (на водоразделе рек Киик и Шолакмола, в 70 км к З от пос. Новоалексеевка на р. Бол. Хобда и западнее оврага Ушкатты в 23 км к З от пос. Новоалексеевка на р. Бол. Хобда) характерны, как и для возвышенностей с каштановыми остаточно-карбонатными почвами, лессинговополынные сообщества. Злаковые сообщества занимают большие площади. Это сообщества ковылковых степей, которые имеют более ксерофитный характер, чем зональные. В их составе обильны полукустар-

нички — *Artemisia lercheana*, *Eurotia ceratoides*, обильно ксерофильное и мезоксерофильное разнотравье — *Serratula dissecta*, *Linosyris tatarica*, *Astragalus testiculatus*, *Kochia prostrata*, *Syrenia siliculosa*, *Salvia stepposa*, *Galium ruthenicum*, *Verbascum phoeniceum*, *Centaurea ruthenica*, *Adonis wolgensis*. По неглубоким логам встречаются куртины зарослей *Caragana frutex*.

Таким образом, растительный покров увалистых возвышенностей, так же как и растительность выходов мелов, отличается от зональных типов и представлен серией злаковых и полукустарничковых сообществ, состав и распределение которых подчиняется географическим закономерностям.

В заключение кратко рассмотрим основные особенности флоры и растительности меловых возвышенностей западной степной части Актюбинской области. Как мы отмечали выше, на меловых отложениях в различных природных подзонах встречаются такие виды, как *Anabasis salsa*, *A. truncata*, *Convolvulus fruticosus*, *Nanophyton erinaceum*, *Artemisia gracilescens*, *Caragana balchaschensis*. Эти виды, связанные на протяжении своего обширного ареала с разнообразными местообитаниями, на территории Подуральского плато, где проходит западная граница их распространения (Флора Казахстана, 1960, 1964; Лавренко, Никольская, 1963; Сафронова, 1965; Кольченко, 1967; Мусаев, 1969; Рачковская, 1969; Черкасова, 1970), произрастают только на мелах. Об изменении поведения видов на протяжении ареала писал А. И. Толмачев (1962), который отмечал, что по окраинам ареала вид обычно оказывается приуроченным к более узкому кругу местообитаний, чем в центре. Этот факт подтверждается и нашими материалами.

Флора меловых обнажений обогащается еще рядом видов, не встречающихся ни в плакорных местоположениях, ни на обнажениях других пород в изученном районе. Это такие кальцефильно-петрофильные виды, как *Artemisia salsoloides*, *Echinops meyeri*, *Astragalus tauricus*, *Matthiola fragrans*, *Scabiosa isetensis*, *Seseli glabratum*, *Zygophyllum macropterum*, *Tanacetum millefolium*, *Linum perenne*, *Alyssum tortuosum*. Из этих видов облигатным «меловиком» является только *Matthiola fragrans*. Остальные виды в других природных районах встречаются на обнажениях различных пород.

С изменением зонального положения меловой возвышенности изменяется приуроченность некоторых видов к элементам рельефа. Так, в опустыненных степях *Artemisia salsoloides* встречается только на скатах обнажений, а в сухих степях она выходит и на «лбы». То же самое можно сказать и об *Ephedra distachya*.

Характерной особенностью растительности меловых обнажений и остаточно-карбонатных (меловых) почв является господство сообществ, в которых доминирующую роль играют растения иных жизненных форм по сравнению с растениями в зональных степях. Во всех полосах на мелах обильно представлены сообщества, сформированные кальцефильно-петрофильными, галофильно-петрофильными и галофильными полукустарничками, причем эдификаторами этих полукустарничковых сообществ в разных полосах являются различные виды. Так, в полосе опустыненных степей на остаточно-карбонатных почвах с хорошо выраженным почвенным профилем господствуют сообщества тонковатополынной (*Artemisia gracilescens*) формации. В составе сообществ постоянны галофильные полукустарнички (камфоросмовые тонковатополынники, кокпековые тонковатополынники, биюргуново-кокпековые тонковатополынники). Тонковатополынные сообщества встречаются и в сухих степях, но значительно реже, и приурочены к малоразвитым почвам; в составе этих сообществ обильны ксерофильные злаки: *Stipa sareptana*, *Festuca valesiaca*.

В полосе сухих степей с каштановыми почвами на остаточно-карбонатных почвах распространены сообщества белополынной (*Artemisia lercheana*) и лессинговополынной (*A. lessingiana*) формаций; в полосе сухих степей с темнокаштановыми почвами — лессинговополынные сообщества. *A. lessingiana* в сухих степях представлена и на скатах обнажений. в полосе опустыненных степей на мелах мы этот вид не встречали.

К полосе сухих степей приурочены и сообщества с участием *Convolvulus fruticosus*.

Для «лбов» обнажений во всех полосах степной области в пределах изученного района характерны разреженные группировки тасбиюргуновой (*Nanophyton erinaceum*) и биюргуновой (*Anabasis salsa*) формаций, а также кальцефитно-петрофитноразнотравные группировки.

Меняется и состав кустарников: *Spiraea hypericifolia* образует заросли в логах во всех полосах, в полосе сухих степей с темнокаштановыми почвами заросли образует также *Caragana frutex*; только в полосе опустыненных степей отмечены сообщества с участием *C. balchaschensis*.

Основываясь на указанных особенностях, по растительному покрову меловых возвышенностей можно судить о зональном положении территории, а также уточнять границы зональных полос I и II порядка.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов Н. П., С. В. Голицын. (1963). К истории флоры «сниженных альп» Среднерусской возвышенности. Материалы по истории флоры и растительности СССР, IV. — Гуричева Н. П., З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская. (1967). Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана. В кн.: Геоботаническое картографирование. — Дубянский В. А. (1903). О характере растительности меловых обнажений (по исследованиям в Воронежской губернии). Изв. СПб. Бот. сада, 3, 7. — Дубянский В. А. (1905). Характер растительности меловых обнажений в бассейне р. Хопра. Изв. СПб. Бот. сада, 5, 3. — Ильин М. М. (1928). Очерк растительности Хобдинского района. Матер. комисс. экспед. исслед., 5, сер. казахстанская. — Ильин М. М., Р. Ю. Рожевиц. (1928). Очерк растительности рр. верхней Эмбы, Темира и Чегана. Матер. комисс. экспед. исслед., 5, сер. казахстанск. — Карамышева З. В. (1960). Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. Бот. ж. 65, 8. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1966). О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж. 51, 10. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1969). Геоботаническое районирование. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана, 1. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Кольченко О. Т. (1967). Флора меловых выходов правобережья р. Эмбы. Сб. докл. XXXI научн. конф. проф.-преподават. состава, Уральск. — Кольченко О. Т., Л. И. Макарова. (1966). К изучению флоры меловых обнажений Подуральского мелового плато. Матер. по флоре и растительности Северного Прикаспия, 2, ч. III. — Краснов А. Н. (1893). Рельеф, растительность и почвы Харьковской губернии. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. — Лавренко Е. М., Н. И. Никольская. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. ж., 48, 12. — Литвинов Д. И. (1902). О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России. Тр. Бот. музея Акад. наук, 1. — Мусаев И. Ф. (1969). Карты ареалов эдификаторных растений Турана. В кн.: Ареалы растений флоры СССР. — Новикова А. Г., Д. М. Стороженко. (1964). Краткая характеристика почв и земельных ресурсов Актюбинской области. — Рачковская Е. И. (1969). Комплексная характеристика основных компонентов степных сообществ. *Artemisia gracilescens* Krasch. et Jljin — полынь тонковатая. Биокомплексные исследования в Казахстане, 2. — Савич В. М. (1906). О растительности ближайших к Уральску меловых обнажений Уральской области. Тр. Общ. естествознания при Харьковск. унив., 41, 1. — Савич В. М. (1908). В Прикаспийских степях и пустынях Зауралья. Тр. СПб. Бот. сада, XXXVIII. — Сафронова И. Н. (1965). Степные кустарники и кустарниковые степи Северного и Центрального Казахстана. Дисс. БИН, Л. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1954). Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по р. Деркул. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 9. — Смирнов Л. А. (1934). О флоре меловых выходов в Заволжье. Бюлл. МОИП, отд. биол., 43, 1. — Сукачев В. Н. (1903). Очерк растительности юго-восточной части Курской губернии. Изв. СПб. лесн. инст., IX. — Талиев В. И. (1896). Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов. Тр. Общ. испытат. прир. при Харьковск. унив., 29. — Талиев В. И. (1905). Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. Общ. испытат. прир. при Харьковск. унив., II, 40. —

Т о л м а ч е в А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Ф л о р а Казахстана. (1960, 1964). III (1960), VII (1964). — Ч е р к а с о в а Г. И. (1965). Редкие и интересные растения на меловых обнажениях Западно-Казахстанского края. В кн.: Вопросы озеленения. М. — Ч е р к а с о в а Г. И. (1970). Группировки солянковидной полыни меловых возвышенностей Европейской части СССР и Западного Казахстана. В кн.: Флора и растительность Европейской части СССР. — Ч е р к а с о в а Г. И., И. К. Ч е р к а с о в. (1970). Осина на меловых возвышенностях Западного Казахстана. Вестн. МГУ, сер. биол., почвовед., 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 II 1974.

УДК «344.22» : 58.036 : 582.03.035 [581.446.2+631.547.4]58

В. И. Разумов, Р. С. Лимарь

ВЛИЯНИЕ НОЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА КЛУБНЕОБРАЗОВАНИЕ И ЦВЕТЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КОРОТКОГО ДНЯ

V. I. RAZUMOV, R. S. LIMAR. THE EFFECT OF NIGHT TEMPERATURE ON TUBER-FORMATION AND FLOWERING OF SOME PLANT SPECIES IN CONDITIONS OF SHORT DAY

Рассматривается действие различной ночной температуры (6—8° и 20—25°) в начале развития в условиях короткого 12-часового дня на клубнеобразование и цветение растений сем. *Solanaceae*, *Oxalidaceae*, *Tropaeolaceae*.

Выявлена высокая ростовая чувствительность растений к пониженной ночной температуре, которая оказывает также большое влияние на образование клубней. Особенно сильно влияет пониженная температура ночи на фотопериодическую чувствительность растений. Многие виды *Solanum*, а также *Tropaeolum tuberosum* цвели в условиях короткого 12-часового дня, после того как они в течение 30 дней находились при пониженной ночной температуре: после пребывания в условиях теплой ночи *S. demissum*, *S. andigenum*, *S. microdontum* и *Tropaeolum tuberosum* на коротком 12-часовом дне не цвели совсем.

Таким образом, для клубненосных растений установлена возможность изменения знака фотопериодической реакции — от длиннодневной к короткодневной, под влиянием пониженной ночной температуры.

Клубнеобразование чаще встречается у двудольных, чем у однодольных растений, у травянистых чаще, чем у древесных. Оно скорее характерно для отдельных видов, чем для родов и семейств; тем не менее у определенных семейств и родов клубнеобразование наблюдается чаще, чем у других. Грегори (Gregory, 1965) приводит следующие семейства и роды, имеющие много клубнеобразующих видов: *Amaryllidaceae* (*Curculigo*, *Hypoxis*, *Polyanthes*); *Araceae* (*Caladium*, *Xanthosoma*); *Begoniaceae* (*Begonia*); *Compositae* (*Helianthus*); *Convolvulaceae* (*Ipomea*); *Dioscoreaceae* (*Dioscorea*); *Labiatae* (*Stachys*); *Marantaceae* (*Calihea*, *Ehalia*, *Maranta*), *Solanaceae* (*Solanum*).

Большинство клубненосных растений произрастает в зоне умеренного климата. Но они встречаются и в других климатических зонах. Так, например, представители сем. *Solanaceae*, а именно многие виды и подвиды дикого картофеля распространены в Южной Америке — в Аргентине, Бразилии, Парагвае и Уругвае, где климат варьирует от субтропического в восточных равнинах до холодного «альпийского» в высоких горах запада (Hawkes a. Hjerting, 1969).

Инициация клубнеобразования, так же как и инициация цветения, не может начаться, пока растение не перейдет в особое физиологическое

состояние под влиянием определенных внешних условий, среди которых ведущую роль играют температура и свет.

Многочисленные исследования указывают на гормональную регуляцию инициации клубнеобразования у *Solanum* (Gregory, 1956; Okazawa, 1959; Madec, 1963; Cŏurdoroux, 1966). Опытами Грегори (1956) с прививками было показано, что образованием и инактивацией гормонального фактора клубнеобразования можно управлять, воздействуя на растения определенными световыми и температурными условиями.

Грегори (1956, 1965), А. Т. Мокроносов (1960) и другие исследователи показали, что заложение клубней у культурного картофеля *Solanum tuberosum* ускоряется при укороченном фотопериоде и замедляется в условиях длинного дня. На этом основании некоторые исследователи (Hackbarth, 1935; Мокроносов, 1960) относят картофель к растениям короткого дня. Драйвер (Driver, 1943) считает, что подразделение сортов и видов картофеля на длинно- и короткодневные должно проводиться по величине урожая клубней при той или иной длине дня.

П. М. Жуковский (1971) дал картофелю двойственную фотопериодическую характеристику, отнеся его по цветению к растениям длинного дня, а по клубнеобразованию — к короткодневным растениям.

В. И. Разумов еще в 1931 г. рассматривал картофель как растение длинного дня, который способствует его цветению, в то время как короткий день тормозит его.

Изучение фотопериодизма различных видов *Solanum*, проведенное впервые в отделе физиологии Всесоюзного института растениеводства в 30-х годах (Дорошенко и др., 1930; Разумов, 1931), показало, что их цветение и клубнеобразование зависят от фотопериодических условий. Дальнейшее развитие этот вопрос получил в исследованиях В. Н. Синельниковой (1971).

Оптимальными температурами для клубнеобразования у картофеля являются 15—17°. При более высокой или более низкой температуре образование клубней снижается, а при 30° их формируется совсем мало. При этом реакция растений картофеля на температуру так же, как и на фотопериод, сильно варьирует у различных видов и сортов.

Драйвер и Хокс (Driver a. Hawkes, 1943) установили, что действие фотопериода может быть изменено при изменении температуры. Различные фотопериоды незначительно влияют на рост культурного картофеля при низкой температуре, в то время как при более высоких температурах различия между растениями, выросшими на коротком и длинном дне, очень велики.

Грегори (1956) также получил доказательства связи действия фотопериода и температуры. Он установил, что клубни у картофеля не образуются при высокой температуре в условиях короткого дня, а также при низкой температуре и непрерывном освещении. Дальнейшие исследования Грегори (1965) показали, что влияние фотопериодических условий на клубнеобразование картофеля особенно сильно зависит от температуры ночного периода. На примере культурного картофеля (сорт Kennebec) им было установлено, что в условиях короткого 8-часового дня существует большой диапазон комбинаций ночных и дневных температур, при которых образуется примерно одинаковое количество клубней. Однако высокая ночная температура подавляет образование клубней как при высокой, так и при низкой дневной температуре. Так, при ночной температуре 26° (дневные температуры 17 и 30°) клубни почти не образуются (1.25 и 0.25 на растение соответственно — рис. 1).

В условиях длинного дня температурный диапазон формирования клубней значительно у́же: в этих условиях появляется «потребность» в низкой ночной температуре. Только достаточно низкая ночная температура устраняет тормозящее влияние длинного дня, и наибольшее количество клубней (19.75 на одно растение) образуется при температуре 10° ночью и 17° днем. Это вдвое больше, чем при самом благоприятном сочетании температур в условиях 8-часового дня; при дневной температуре 17°

и ночной 23° в условиях короткого дня образуется только 9.75 клубня на растение.

Штельцнер и Торка (Stelzner a. Torka, 1940, — цит. по: Gregory, 1965), работавшие с дикими видами картофеля, также показали, что низкие температуры уменьшают зависимость формирования клубней от короткого дня.

Приведенные литературные данные показывают, что клубнеобразование у картофеля зависит от вида растения и определенной комбинации факторов внешней среды, в частности от фотопериодических условий и температуры в дневной и ночной периоды.

В дальнейшем многими исследователями было установлено, что температурные условия могут значительно изменять длину критического фотопериода. Длиннодневные и короткодневные растения различаются по чувствительности к колебаниям температуры в течение суток так же, как

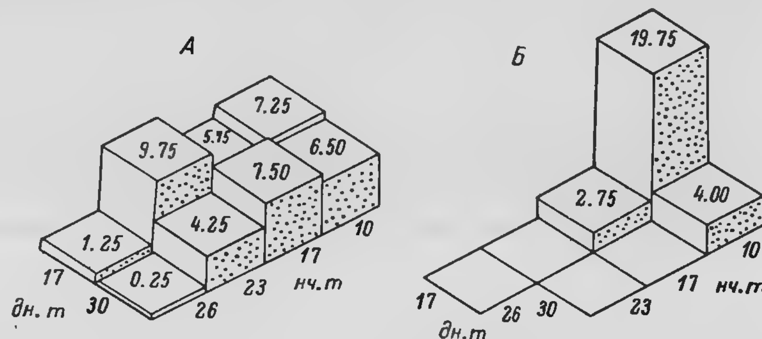


Рис. 1. Влияние температуры дня и ночи и фотопериода на количество клубней картофеля сорта Kennebec (по Gregory, 1965).

А — 8-часовой день; *Б* — 16-часовой день; *дн. т* — дневная температура; *нч. т* — ночная температура.

и по чувствительности к свету, хотя данные по этому вопросу весьма противоречивы (см. статью Разумова и Лимарь, 1971). Для короткодневных растений были получены достаточно определенные данные, что в фотопериодических условиях, ускоряющих развитие, повышенные температуры действуют стимулирующим образом, а при пониженных температурах развитие может тормозиться. В неиндуктивных фотопериодических условиях растения короткого дня, напротив, успешно развиваются при пониженных температурах.

Для длиннодневных растений не найдено такой четкой и однозначной зависимости фотопериодической чувствительности цветения от температуры: у одних растений (белена, бриофиллум) низкая температура ночного периода ускоряет переход к цветению в условиях короткого дня; у других (смолевка, салат) при коротком дне развитие стимулируют повышенные температуры.

В этой связи представляло значительный интерес изучение влияния различных ночных температур в условиях короткого дня на клубнеобразование и цветение южноамериканских видов *Solanum*, а также некоторых клубненосных видов других семейств. Это исследование нам представлялось тем более интересным, что дикие виды *Solanum* распространены в Южной Америке в чрезвычайно разнообразных климатических условиях, зависящих как от широты, так и, в особенности, от высоты над уровнем моря.

Хокс и Хиертинг (Hawkes a. Hjerting, 1969) установили, что в Аргентине больше всего различных видов картофеля (17) произрастает на высоте 2500—2900 м; 14 видов распространено на высоте от 3000 до 3400 м; около 10 видов обитает на меньших высотах (2000—2450 м). Еще ниже встречается 4—7 видов. На очень большой высоте (4500 м и выше) диких видов картофеля совсем мало.

Произрастая на разных высотах при различной дневной и ночной температуре в условиях сходной длины дня (12—13-часовой день), дикие и примитивные виды картофеля, без сомнения, обладают весьма различной чувствительностью к внешним факторам. У других клубненосных видов— *Oxalis tuberosa* (сем. *Oxalidaceae*) и *Tropaeolum tuberosum* (сем. *Tropaeolaceae*), имеющих весьма ограниченные ареалы (изолированные области Анд, в Южной Колумбии и Южном Перу), по данным, приводимым П. М. Жуковским (1971), клубнеобразование нарушается или даже прекращается, как только они попадают в условия более длинного дня. Поэтому нам представлялось интересным изучить также действие различной ночной температуры при определенном фотопериоде и на эти растения.

Наши исследования имели и некоторые практические задачи. Для селекционных целей важно иметь семенной материал; поэтому сведения об условиях, в которых дикие виды *Solanum* цветут и дают семена, представляют интерес.

Объектами исследования были следующие виды: *Solanum demissum* Lindl. (из окрестностей г. Мехико), *S. andigenum* Juz. et Buk., *S. acaule* Bitt., *S. microdontum* Bitt., *S. cuencanum* Buk. (сев. Аргентина, провинции Жужуй и Сальта), *Ullucus tuberosus* Caldas. (Перу, провинция Куско), *Oxalis tuberosa* Caldas. и *Tropaeolum tuberosum* Ruiz et Pav. (Перу, провинция Пуна, вблизи оз. Титикака). Длина дня в этих местностях невелика и в зимние месяцы составляет 10—11 часов. Самый продолжительный день — 13 часов.

По нашим данным (Разумов, 1931), цветение *Solanum demissum* и образование семян при коротком дне не происходит; в этих условиях растения образуют только клубни. Исходя из этого, можно было предполагать, что в Мексике семенное размножение видов сем. *Solanaceae* исключено из-за слишком короткого дня. Однако в результате экспедиции в Мексику за семенами и клубнями высокогорных растений, которую возглавил академик ВАСХНИЛ проф. К. З. Будин, оказалось, что в Мексике встречаются растения *Solanum demissum*, развивающиеся как из клубней, так и из семян. Следовательно высокогорные условия Мексики характеризуются сочетанием природных факторов, которые обеспечивают формирование цветков и семян у длиннодневных растений при очень коротком дне. Естественно было предположить, что большое значение в этом комплексе факторов имеет пониженная температура ночного периода.

В наших исследованиях роли низкой температуры ночи и короткого дня в развитии длиннодневных видов подопытные растения выращивались по методике, принятой в лаборатории физиологии растений Всесоюзного института растениеводства. В течение двух месяцев они находились в теплице, а затем переносились в специальный вегетационный домик, в условия 12-часового дня. При этом днем они помещались в естественные условия на вегетационной площадке; в течение 12-часовой ночи половина растений находилась при низкой температуре — 6—8°, а другая половина — при более высокой температуре — 20—25°. При разных ночных температурах растения находились в течение месяца. По истечении этого срока все растения были помещены в одинаковые условия нерегулируемых ночных температур. Длина дня для всех растений до окончания опыта была 12 часов. Контрольные растения выращивались все время при непрерывном 24-часовом дне.

Таким образом, схема проведения опытов была следующая.

1. Два месяца от появления всходов растения выращивались в теплице при естественном освещении и нерегулируемых температурах.
2. После этого в течение месяца растения находились в условиях 12-часового дня при естественных температурах, а ночью помещались в условия: а) 6—8° (вариант «холодная ночь»), б) 20—25° (вариант «теплая ночь»).
3. По истечении этого срока все растения помещались в условия 12-часового дня и естественной температуры; температура ночи до конца опыта не регулировалась.

Согласно этой схеме семена растений видов *Solanum* были посеяны в ящики в теплице 24 IV 1972. Только *S. andigenum* посажен клубнями 16 VI. Растения были пересажены в глиняные горшки (в каждый горшок по одному растению), а с 20 VI поставлены в условия 12-часового фотопериода с различными ночными температурами (6—8° и 20—25°). 20 VII все растения были помещены в условия нерегулируемых ночных температур при том же фотопериоде.

Клубни *Ullucus tuberosus*, *Oxalis tuberosa* и *Tropaeolum tuberosum* были высажены в глиняные горшки 25 III; растения находились в теплице

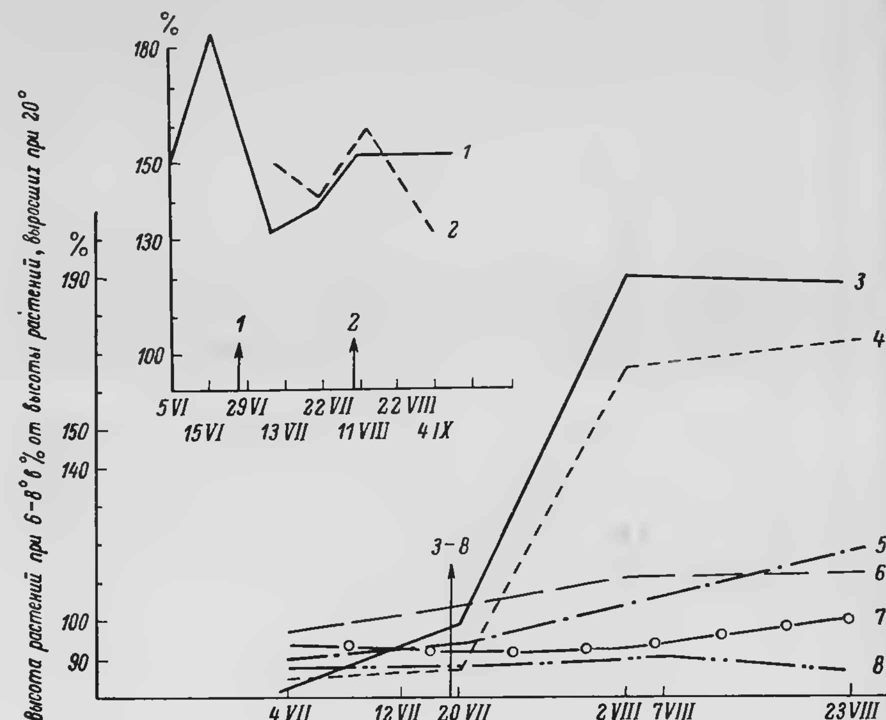


Рис. 2. Динамика роста клубненосных растений Южной Америки, выращиваемых сначала при ночной температуре 6—8°, а затем при естественных температурах в условиях 12-часового дня.

Стрелкой 1 показано окончание действия низкой температуры ночи на *Tropaeolum tuberosum*, *стрелкой 2* — на *Oxalis tuberosa*; *стрелками 3—8* — на виды *Solanum*. *1 — Tropaeolum tuberosum*; *2 — Oxalis tuberosa*; *3 — Solanum demissum* (Пушкин); *4 — S. demissum* (ГДР); *5 — S. microdontum*; *6 — S. andigenum*; *7 — S. cuencanum*; *8 — S. acaule*.

два месяца. Растения *O. tuberosa* и *U. tuberosus* были поставлены 25 V в условия 12-часового фотопериода с различными ночными температурами (6—8° и 20—25°). 24 VI растения были помещены в условия нерегулируемых ночных температур при том же фотопериоде. Растения *Tropaeolum tuberosum* 25 V были также поставлены в условия 12-часового фотопериода с различными ночными температурами (6—8° и 20—25°), но находились в этих условиях до 28 VII, когда были помещены в условия нерегулируемых ночных температур при том же фотопериоде. Число растений в каждом варианте с различной температурой ночи было одинаковым и составляло от 5 до 9 у разных видов.

На рис. 2 показана динамика роста растений, находившихся в условиях 12-часового дня при различных ночных температурах, а затем перенесенных в одинаковые условия. Как видно на рисунке, у видов *Solanum* рост растений при пониженной ночной температуре и некоторое время после окончания ее действия был несколько заторможен по сравнению с растениями, находившимися при ночной температуре 20—25°. Однако уже через 20 дней после переноса растений в одинаковые условия (2 VIII) наблюдался очень сильный рост у обоих образцов *S. demissum* — результат последействия низкой температуры ночи. Более слабой была реакция у *S. microdontum* и *S. andigenum*.

На *S. cuencanum* и *S. acaule* низкая ночная температура не оказала стимулирующего действия: в течение всей дальнейшей вегетации растения, находившиеся при низкой ночной температуре, были ниже растений, росших при повышенной ночной температуре. Возможно, что причина этого заключается в несоответствии температурных условий в опыте и в местах произрастания данных видов. Например, *S. acaule* является одним из самых высокогорных южноамериканских диких видов картофеля. Этот вид распространен в Боливии, Перу и Аргентине на очень большой высоте, достигающей 4000—4250 м (Hawkes, 1969). На этой высоте ночные температуры, несомненно, достигают отрицательных значений, и именно к таким условиям приспособился этот вид. Может быть поэтому ночная температура 6—8° не оказала стимулирующего влияния на рост *S. acaule*.

Ростовая чувствительность других клубненосных растений (*Oxalis*, *Tropaeolum*) к пониженной ночной температуре чрезвычайно велика: у них наблюдалась значительная стимуляция роста как в период действия низкой ночной температуры, так и в течение всей последующей вегетации, т. е. имело место очень сильное ее последействие (рис. 2).

Значительное влияние пониженной ночной температуры в условиях 12-часового дня выявилось и у клубненосного растения *Ullucus tuberosus*. Растения, находившиеся в условиях низкой температуры ночи, очень сильно отличались от растений, выдерживавшихся при повышенной ночной температуре; они имели совершенно иной габитус, отличались по окраске побегов и листьев, размерам листьев, характеру ветвления и т. д. Так, после периода холодных ночей растения сильнее ветвились, имели гораздо больший сырой вес надземной массы (278% от массы растений в варианте с теплыми ночами); их побеги и листья были зелеными, с небольшими красноватыми жилками, в то время как растения, находившиеся в условиях теплых ночей, были красного цвета; очень сильно изменялись листья: после холодных ночей размеры листьев средних ярусов составили 6.8×6.0 см, а после теплых — 3.8×3.3 см (произведение длины на ширину листа). Потенциальная интенсивность фотосинтеза у *U. tuberosus*[1] в конце вегетации (26 VIII и 9 IX) после пребывания в условиях низкой температуры ночи оказалась на 20—50% выше, чем у растений в варианте «теплая ночь».

В табл. 1 представлена динамика роста клубней у *S. microdontum* и *S. cuencanum* после выращивания растений при низкой ночной температуре в условиях короткого дня, а в табл. 2 приведены данные об их весе и размерах при сборе урожая.

Из табл. 1 видно, что после пребывания при низкой ночной температуре рост клубней вначале тормозится, а затем усиливается, причем у *S. microdontum* в этих условиях количество клубней даже значительно увеличивается.

ТАБЛИЦА 1

Изменение веса и количества клубней одного растения после 30-дневного периода холодных ночей в условиях 12-часового дня
(в % от этих величин, полученных после периода теплых ночей)

Виды	Число дней после окончания холодных ночей					
	8		22		36	
	вес клубней	количество клубней	вес клубней	количество клубней	вес клубней	количество клубней
Solanum microdontum	7.4	25.9	56.9	60.0	97.8	125.0
S. cuencanum	—	—	15.2	42.8	43.5	112.5

[1] Потенциальная интенсивность фотосинтеза определялась радиометрическим методом. Определения проводил В. А. Кошкин.

ТАБЛИЦА 2

Размеры и урожай клубней одного растения при выращивании в условиях 12-часового дня в зависимости от температуры ночи в предшествующий период

Виды	Высота растений, см		Количество клубней		Вес клубней, г		Вес столонов и надземной части,[1] г	
	температура в ночной период							
	20—25°	6—8°	20—25°	6—8°	20—25°	6—8°	20—25°	6—8°
Solanum demissum	5.6	13.6	25	22	23.8	23.0	1.4	4.6
S. acaule	13.5	9.6	20	29	30.0	28.1	—	—
S. microdontum	26.5	36.5	32	40	95.1	93.1	3.0	9.3
S. cuencanum	31.1	29.5	24	27	77.3	33.7	22.5	32.4
S. andigenum	44.5	54.2	21	16	107.7	99.8	5.1	6.2
Tropaeolum tuberosum	66.0	99.0	9.2	8.6	78.8	74.2	**158.8**	**168.3**
Oxalis tuberosa	61.8	83.0	10.0	2.8	106.1	10.8	**564.0**	**824.0**
Ullucus tuberosus	29.3	31.9	—	—	—	—	**39.1**	**108.8**

Различные температуры ночи оказали последействие на количество клубней и их урожай при росте растений в условиях 12-часового дня



Рис. 3. Последействие различной ночной температуры в условиях 12-часового дня на цветение и клубнеобразование *Solanum demissum*.

1 — теплая ночь (20—25°); *2* — холодная ночь (6—8°).

(см. табл. 2). У большинства видов *Solanum* растения, находившиеся ночью при низкой температуре, имели больше клубней, хотя они были мельче, вследствие чего суммарный вес клубней оказался меньше.

[1] Жирным шрифтом выделен вес надземной части.



Рис. 4. Последействие различной ночной температуры в условиях 12-часового дня на цветение и клубнеобразование *Solanum microdontum*.

1—теплая ночь (20—25°); *2*—холодная ночь (6—8°).

У *Tropaeolum tuberosum* и особенно у *Oxalis tuberosa* количество клубней и их вес сильно снижались после действия холодных ночей, а у *Ullucus tuberosus* в этих условиях клубни не образовались совсем.

Низкая температура ночного периода в начале развития существенно повлияла на фотопериодическую чувствительность цветения растений (рис. 3 и 4).

После периода низких ночных температур большинство изученных видов зацветало в условиях 12-часового дня (табл. 3). Так, *Solanum demissum*, *S. microdontum*, *S. andigenum* и *Tropaeolum tuberosum* в этих условиях бутонизировали и цвели, тогда как после теплой ночи эти виды не зацветали совсем. Исключением явился вид *S. cuencanum*: он бутонизировал и цвел после пребывания в условиях теплой ночи раньше, чем после периода холодных ночей, и для него более благоприятным для цветения был 12-часовой день по сравнению с непрерывным освещением. По-видимому, этот вид по фотопериодической реакции цветения нужно отнести к короткодневным растениям. *S. acaule* в условиях 12-часового дня, независимо от ночной температуры, не зацветал. Возможно, что для выявления реакции этого вида на температурные условия необходим другой диапазон температур и иная продолжительность их воздействия.

ТАБЛИЦА 3

Реакция клубненосных растений на 12-часовой день в зависимости от температуры ночи в предшествующий период

Виды	Число дней								
	до бутонизации			до цветения			до клубнеобразования		
	24-часовой день (контроль)	12-часовой день, температура ночи 20—25°	12-часовой день, температура ночи 6—8°	24-часовой день (контроль)	12-часовой день, температура ночи 20—25°	12-часовой день, температура ночи 6—8°	24-часовой день (контроль)	12-часовой день, температура ночи 20—25°	12-часовой день, температура ночи 6—8°
Solanum demissum	22	—	27	29	—	34	—	31	45
S. acaule	22	—	—	29	—	—	—	22	37
S. microdontum	32	—	32	46	—	42	—	20	37
S. cuencanum	39	31	37	52	37	52	—	20	56
S. andigenum	—	—	34	—	—	—	—	20	37
Tropaeolum tuberosum	—	—	35	—	—	45	—	—	—
Oxalis tuberosa	—	—	—	—	—	—	—	36	—[1]

Как уже указывалось, в литературе имеются данные, подтверждающие возможность цветения длиннодневных растений на коротком дне при снижении ночной температуры. Однако таких сведений для растений семейства пасленовых до сих пор получено не было.

Проведенное нами исследование показало, что для некоторых видов сем. *Solanaceae* (*S. demissum*, *S. microdontum*), а также для *Tropaeolum tuberosum* характерно изменение фотопериодической реакции цветения под влиянием пониженной ночной температуры. Эти виды бутонизируют и цветут в условиях короткого, 12-часового дня, если предварительно они находились при ночной температуре 6—8°. В то же время после пребывания в условиях теплой ночи при 12-часовом дне они не бутонизировали и не цвели. Следовательно, в этом случае можно говорить об изменении знака фотопериодической реакции (от длиннодневной к короткодневной) в зависимости от ночной температуры.

[1] У *Oxalis tuberosa* время начала клубнеобразования установить не удалось; в этих условиях клубней образовалось очень мало и они закладывались не на поверхности почвы, а в глубине ее.

По-видимому, это явление может быть и у других видов клубненосных растений, но при этом важную роль играет диапазон пониженных ночных температур и продолжительность их действия.

Мы изучали влияние температуры ночи 6—8°. Возможно, что для других видов более эффективными оказались бы более низкие температуры.

Проведение дальнейших исследований в этом направлении представляет интерес, так как оно может дать принципиально новые подходы к пониманию фотопериодической чувствительности растений.

ЛИТЕРАТУРА

Дорошенко А. В., Е. Д. Карпеченко, Е. И. Нестерова. (1930). Влияние продолжительности дня на клубнеобразование у картофеля и некоторых других растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXIII, 2. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи, 1. — Мокроносов А. Т. (1960). Фотопериодическая реакция культурного картофеля. Бот. ж., 45, 11. — Разумов В. И. (1931). Влияние переменной продолжительности дня на клубнеобразование. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXVII, 5. — Разумов В. И., Р. С. Лимарь. (1971). Роль температуры в фотопериодической реакции цветения растений. Физиол. раст., 18, 5. — Синельникова В. Н. (1971). Некоторые физиологические особенности видов картофеля. Культурная флора СССР. Картофель, 9. — Côurdoroux J. C. (1966). Étude du méchanisme physiologique de la tuberisation chez le topinambour (*Helianthus tuberosus*). Thèse Facult. Sci. l'Univ. Clermont Ferrand. — Driver C. M., J. C. Hawkes. (1943). Photoperiodism in the potato. Jmp. Bur. Plant Breed. a. Genet., Cambridge, England. — Gregory L. E. (1956). Some factors controlling tuber formation in the potato plants. Amer. J. Bot., 43, 3. — Gregory L. E. (1965). Physiologie of tuberisation in plants. Encyclopedia Plant Physiol., XV. Differentiation and development, 1. — Hackbarth J. (1935). Versuche über Photoperiodismus bei südamerikanischen Kartoffelklonen. Züchter, 7, 1. — Hawkes J. G. a. J. P. Hjerting. (1969). The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay. — Madec P. (1963). Tuber forming substances in the potato. In: Growth of the potato. London. — Okazawa Y. (1959). Studies on the occurence of natural gibberellins and its effect on the tuber formation of potato plants. Proceed. Crop Sci. Soc. Japan, 28.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

Получено 16 VII 1973.

УДК 582.26 : 551.481.1 (476)

Т. М. Михеева, Г. К. Хурсевич

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ПЕЛАГИАЛИ, ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ, ПРИДОННОГО СЛОЯ И СЛОЯ НАИЛКА В ОЗЕРАХ НАРОЧАНСКОЙ ГРУППЫ БССР

T. M. MIKHEYEVA, G. K. CHURSEVICH. DIATOMOUS ALGAE OF PELAGIC AND COASTAL ZONES, BENTHOPELAGIC AND SILT LEYERS IN LAKES OF THE NAROCHANSK GROUP, BELORUSSIA

Рассматриваются результаты исследований количественного развития диатомовых водорослей пелагиали, прибрежной зоны и придонного слоя озер Нарочанской группы разного биолимнологического типа в 1968—1971 гг. Показано, что в условиях этих экологических зон водоемов развитие диатомей различается преимущественно по времени наступления максимумов. Проведенное детальное исследование видового состава диатомовой флоры в поверхностном слое донных осадков позволило охарактеризовать ее по отношению диатомей к солености и активной реакции среды (pH), а также по характеру местообитаний и географическому распространению.

Изучение современной флоры диатомовых водорослей и их количества в водоемах имеет значение при оценке биолимнологического типа озера и для понимания условий его существования в прошлом. При многократных гидробиологических исследованиях мезотрофного оз. Нарочь, эвтроф-

ного оз. Баторин и промежуточного по типу оз. Мястро, расположенных в северо-западной части Белорусской ССР, диатомовым водорослям специального внимания не уделялось. Они изучались наравне с другими систематическими группами фитопланктона с целью оценки его продукционных возможностей. Накопленные нами материалы позволяют вычленить из общего фитопланктона диатомовые водоросли и сравнить их видовой состав и количественное развитие в различных экологических условиях — в пелагической и прибрежной зонах, в придонном слое и слое наилка озер.

Материал и методика

Диатомовые водоросли пелагиали водоемов исследовались в 1968—1971 гг. Пробы в каждом из озер отбирались, как правило, с 4—5 горизонтов на глубинной станции с помощью батометра Руттнера (глубина станции в оз. Нарочь 17 м, в оз. Мястро — 10 м, в оз. Баторин — 6 м). Для учета количества водорослей использовался осадочный метод (объем пробы 0.5 л) с последующей камеральной обработкой и определением расчетной биомассы (Михеева, 1970). Приведенные в статье величины являются средними для столба воды.

Изучение диатомовых водорослей прибрежной зоны водоемов проведено в 1968 г. теми же методами, которые использовались при изучении пелагических водорослей. Исследования проводились на трех станциях в оз. Нарочь и на четырех — в озерах Мястро и Баторин, расположенных в разных биотопах на глубинах до 1 м. В работе приводятся средние данные для всех станций.

Диатомовые водоросли в придонном слое озер исследовались в 1970—1971 гг. Отбор проб придонного планктона проводился с помощью микробентометра МБ-ТЕ (Травянко, Евдокимова, 1968), модифицированного в лаборатории экспериментальной биологии Белорусского университета. В микробентометр попадал слой воды, расположенный у дна, толщиной 30—35 см. Иногда вместе с водой в пробу попадал ил (оз. Баторин). Количество учитываемых водорослей в этих случаях во много раз превышало их количество в пробах без ила, поэтому при сравнении озер пробы с илом исключены. В остальном обработка придонных проб не отличалась от обработки проб пелагических и прибрежных. В оз. Нарочь придонный планктон отбирался в мелководном плесе на глубине 3.5 м и в глубоководном — на глубине 17 и более 20 м; в оз. Мястро — на глубине 5 и 10 м; в оз. Баторин — на глубине 3 и 6 м.

Отбор проб наилка для диатомового анализа проведен в августе 1970 г. Для этого в каждом водоеме были проложены 1—3 опорных профиля, пересекающих все естественные зоны озера: литораль, сублитораль и профундаль. Количество отобранных для анализа проб в пределах того или иного водоема зависело от рельефа его дна, распределения глубин, изменения фаций осадков и растительных ассоциаций. Пробы (проанализировано всего 30) из поверхностного слоя отложений были взяты микробентометром МБ-ТЕ. Техническая обработка проб для диатомового анализа велась в лабораторных условиях по общепринятой методике (Диатомовый анализ, 1949). Для оценки количественных соотношений диатомей применялась шестибалльная шкала: единично — от 1 до 10 экземпляров на препарат, редко — от 11 до 30, нередко — от 31 до 100, часто — от 101 до 500, очень часто — от 501 до 1000, в массе — более 1000 экземпляров.

Результаты и их обсуждение

Наибольшее число видов и разновидностей диатомовых водорослей (280) обнаружено в мезотрофном оз. Нарочь, для которого характерны высокая прозрачность воды (5—6 м), небольшая цветность (10—15° Pt—Co), отсутствие термоклина (иногда наблюдается в первой половине лета), низкая величина окисляемости перманганатом (4—7 мг кислорода на литр (O_2/л) в летнее время). В слабоэвтрофном оз. Мястро и высокоэвтрофном оз. Баторин состав диатомовой флоры, по сравнению с оз. Нарочь, более обеднен — 137 и 154 вида и разновидности соответственно. Внутренние условия этих водоемов (в оз. Мястро прозрачность 0.9—2 м, цветность 35—40°, окисляемость 5.8 мг O_2/л; в оз. Баторин соответственно 0.3—0.6 м, 40—50° и 19.8 мг O_2/л) более благоприятны для развития других групп водорослей, в частности синезеленых и протококковых, которые и доминируют в фитопланктоне (Михеева, 1969, 1971). Заметим, что во всех озерах содержание биогенных элементов в летний период незначительно: минерального фосфора — около 0.01 мг/л, аммонийного азота — 0.06—0.10, нитратного — 0.05—0.1. Солевой состав воды водоемов типичен для вод гидрокарбонатного класса (бикарбонатов 2—2.4 мл-экв./л, ионов кальция 27—32, ионов магния 7.3—8.5, ионов хлора 2.9—3.5 мг/л). Зимняя придонная температура в озерах значительно различается: около 2.5° в оз. Нарочь, 4—5° в озерах Баторин и Мястро. Более подробные сведения о гидрологических и гидрохимических особенностях этих озер можно найти в специальной литературе (Якушко, 1971; Винберг и др., 1972, и др.).

По видовому разнообразию среди центрических диатомей в исследованных водоемах выделяется род *Cyclotella* Kütz. (11 форм), меньше форм отмечено в родах *Melosira* Ag. (7) и *Stephanodiscus* Ehr. (4). Центрические формы родов *Rhizosolenia* Ehr. и *Attheya* T. West, обитающие в биоценозе планктона, в танатоценозе отсутствуют в связи с разрушением их тонкопанцирных клеток в процессе осаждения.

Класс *Pennatophyceae* в диатомовой флоре озер гораздо богаче родами (их насчитывается до 30). Среди диатомовых водорослей порядка *Araphinales* ведущее положение занимают роды *Fragilaria* Lyngb. (18 форм) и *Synedra* Ehr. (15 форм). Порядку *Raphinales* принадлежит до 79% видового состава диатомей. Представители подпорядка *Raphidioineae* существенной роли во флоре водоемов не играют. Заметного развития достигают диатомовые водоросли подпорядка *Monoraphineae*, особенно рода *Achnanthes* Bory (20 форм), подпорядка *Diraphineae* с преобладающим распространением родов *Navicula* Bory (60 форм), *Cymbella* Ag. (30 форм) и *Gomphonema* Ag. (20 форм), а также подпорядка *Aulonoraphineae* с доминированием родов *Nitzschia* Hass. (21 форма) и *Epithemia* Brėb. (12 форм).

Количественное развитие диатомовых водорослей пелагиали, прибрежной зоны и придонного слоя озер в разные годы представлено на рис. 1—3. В оз. Нарочь (рис. 1, *а*) первый максимум в развитии палагических диатомей во все годы приходится на май и обусловлен преимущественно развитием *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. var. *comta* и *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *astraea*. Численность диатомовых водорослей во время весеннего максимума в разные годы находится в пределах 0.5 (1971 г.)—1.7 (1968 г.) млн кл./л, биомасса более постоянна — 0.3—0.5 мг/л. Второй максимум отмечен в конце июля—начале августа за счет развития *Asterionella formosa* Hass. и *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*. Численность в это время сходна с весенней — 0.5 (1969 г.)—1.8 (1968 г.) млн кл./л, а биомасса колеблется от 0.3 (1970 г.) до 1.1 (1968 г.) мг/л. Третий, осенний максимум (конец сентября—октябрь) характеризуется колебаниями численности в пределах 0.4 (1970 г.)—1.6 (1968 г.) млн кл./л при биомассе до 1.2 мг/л (1968 г.); он обусловлен развитием *Cyclotella comta* var. *comta* и *Asterionella formosa*. Во время минимумов численность диатомей во все годы выражается низкими величинами: 0.1—0.2 млн кл/л при биомассе 0.02—0.32 мг/л.

В развитии диатомей прибрежной зоны оз. Нарочь наблюдался лишь один весенний максимум (*Cyclotella comta* var. *comta*, *Asterionella formosa*, *Cymbella ventricosa* Kütz. var. *ventricosa*, *Synedra acus* Kütz. var. *acus*, *Fragilaria crotonensis* Kitt.), наступивший не в мае, как в пелагиали, а в апреле (рис. 2, *1*). При этом высота максимума по числу клеток была сходной с таковой для пелагических диатомовых в том же 1968 году (ср. рис. 2, *1* и рис. 1, *1*) — 1.5 млн кл./л (в пелагиали 1.7), биомасса 1.2 мг/л (в пелагиали 0.5). С середины мая до октября численность диатомей

в прибрежной зоне не превышала 0.3 млн кл./л, а биомасса была в пределах 0.1—0.5 мг/л. Максимумы в развитии диатомей придонного слоя оз. Нарочь наступают несколько позже, чем в пелагиали (рис. 3, *1*). Количество диатомовых водорослей при этом выше в придонном слое — численность 0.2—3.5 млн кл./л и биомасса 0.2—2.5 мг/л против 0.02—1 млн. кл./л и 0.02—0.7 мг/л в пелагиали (по данным 1970 и 1971 гг.).

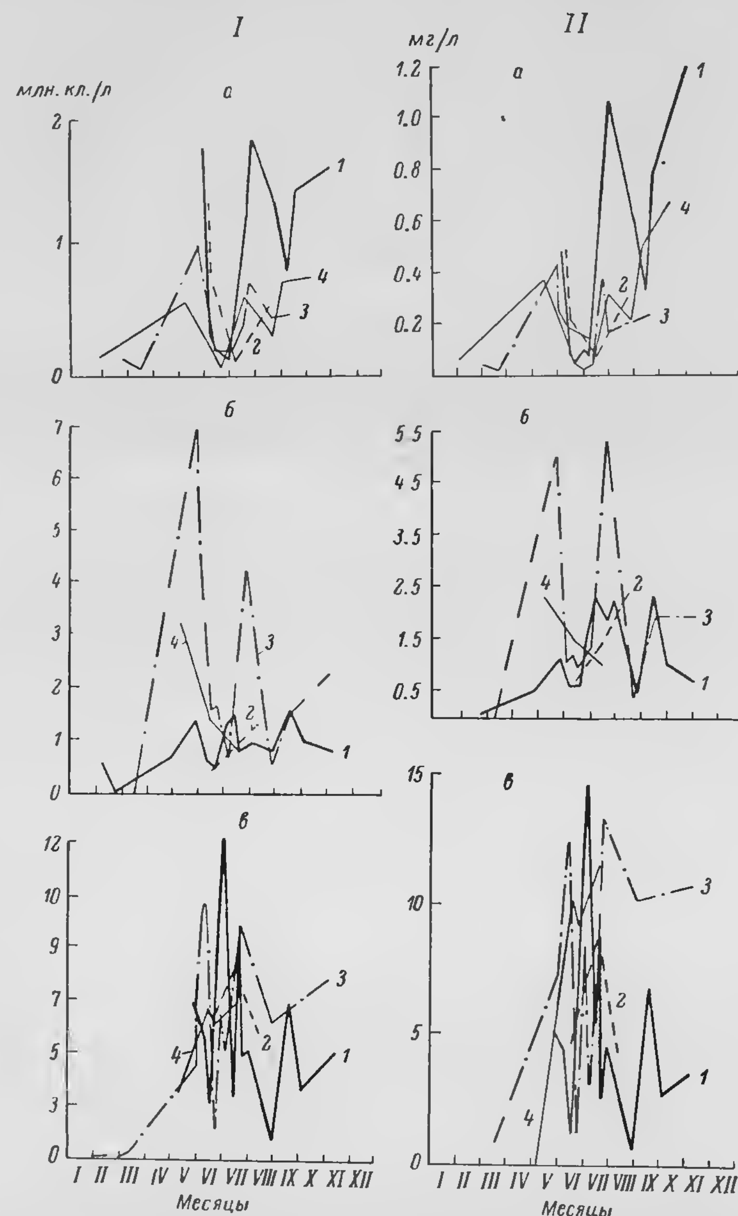


Рис. 1. Развитие диатомовых водорослей в пелагическом планктоне озер.

I — численность, *II* — биомасса; озера: *а* — Нарочь, *б* — Мястро, *в* — Баторин; *1* — 1968 г., *2* — 1969 г., *3* — 1970 г., *4* — 1971 г.

В оз. Мястро (рис. 1, *б*) все три максимума в развитии диатомей пелагиали приходятся на те же сроки, что и в оз. Нарочь. Наибольший максимум — весенний; до 7 млн кл./л при биомассе 5 мг/л отмечено в 1970 г. за счет бурной вспышки развития *Cyclotella comta* var. *comta*. Во время летнего максимума диатомовых водорослей численность колебалась в пределах 1.5 (1968 г.) — 4.3 (1970 г.) млн кл./л, биомасса — от 2.3 (1968 г.) до 5.3 (1970 г.) мг/л. Этот максимум во все годы вызван массовым развитием *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs var. *granulata* и *Asterionella formosa*. Осенний максимум выражен менее четко (численность 1.5—2.3 млн кл./л, биомасса до 2.3 мг/л); он обусловлен развитием *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Tabellaria fenestrata* var. *fenestrata*, *Melosira granulata* var. *granulata*, *Cyclotella comta* var. *comta*. Минимальная численность пелагических диатомей в оз. Мястро во все годы в течение вегетационного сезона составляла 0.5—0.7 млн кл./л, минимальная биомасса — 0.4 мг/л.

Максимумы в развитии диатомовых водорослей прибрежной зоны оз. Мястро (рис. 2, *2*) совпадали по времени с максимумами пелагического планктона. Интенсивность развития диатомей в прибрежной зоне оз. Мястро, как и в оз. Нарочь, существенно не отличалась от интенсивности

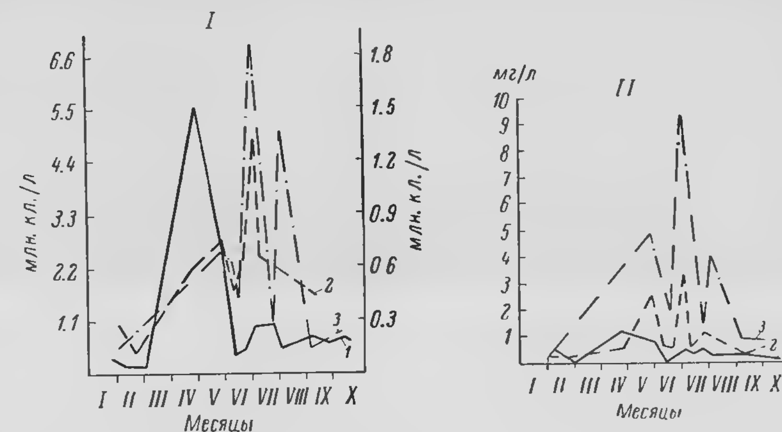


Рис. 2. Развитие диатомовых водорослей в прибрежной зоне озер в 1968 г.

I — численность, *II* — биомасса; озера: *1* — Нарочь, *2* — Мястро, *3* — Баторин; численность водорослей в озерах Нарочь и Мястро по шкале *правой ординаты*, в озере Баторин — по шкале *левой ординаты*.

их развития в пелагиали. В 1968 г. во время весеннего максимума (*Cyclotella comta* var. *comta*) численность диатомовых в прибрежной зоне достигала 0.7 млн кл./л (в пелагиали в тот же год — 1.4), биомасса 2.5 мг/л (в пелагиали — 1.1, т. е. в прибрежной зоне, как и в оз. Нарочь, преобладали более крупные виды); во время летнего максимума (*Fragilaria crotonensis*, *Melosira granulata* var. *granulata*) численность составляла соответственно 1.3 и 1.5 млн кл./л, биомасса 3.3 и 2.3 мг/л (ср. рис. 1, *б* и 2, *2*). К сожалению, последнее наблюдение в прибрежной зоне проведено в начале сентября, поэтому нельзя судить о наличии или отсутствии осеннего максимума и его высоте, поскольку в пелагиали осенний максимум отмечен позднее — в конце сентября. Минимальное количество диатомей в прибрежной зоне составляло 0.2 млн кл./л, в пелагиали — 0.5—0.7 млн кл./л.

Различия в количестве диатомовых пелагиали и придонного слоя менее значительны, чем в оз. Нарочь: в течение исследованного периода в придонном слое оз. Мястро (рис. 3, *II*) численность их колебалась в пределах 0.4—3.2 млн кл./л (биомасса 0.8—4.5 мг/л), а в пелагиали — от 0.5 до 7 млн кл./л (биомасса 0.4—5.5 мг/л).

В оз. Баторин (рис. 1, *в*), в отличие от озер Нарочь и Мястро, максимумы в развитии диатомей пелагиали в разные годы не совпадают. Например, в 1968 г. весенний максимум (*Synedra acus* var. *acus*, *Cyclotella comta* var. *comta*, *Melosira granulata* var. *granulata*) и осенний максимум (виды рода *Melosira*, *Fragilaria crotonensis*) в оз. Баторин наблюдались в те же сроки, что и в озерах Нарочь и Мястро, летний же максимум (*Melosira granulata* var. *granulata*, *Fragilaria crotonensis*) наступил несколько раньше. В 1970 г. весенний и осенний максимумы наступили на месяц позднее, а летний, как и в других озерах, отмечен во второй

половине июля. Численность диатомей в периоды максимумов колебалась в пределах 6.8—12.2 млн кл./л, биомасса — от 7.1 до 14.6 мг/л. Наибольшее количество диатомовых водорослей отмечено во время летнего максимума. В периоды минимумов численность их составляла 0.7—1.2 млн кл./л, а биомасса — 0.1—0.5 мг/л.

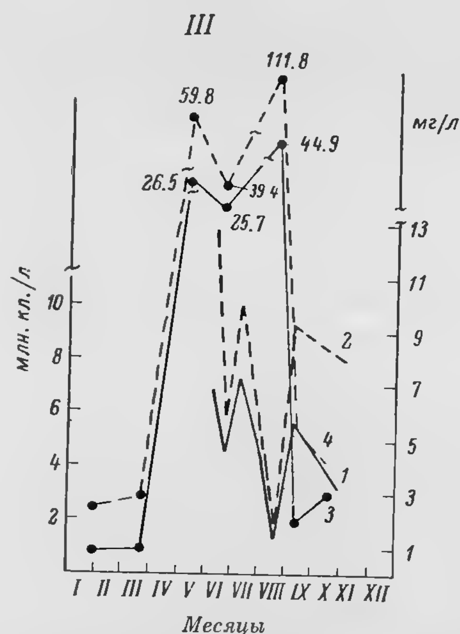


Рис. 3. Развитие диатомовых водорослей в придонном слое озер в 1970—1971 гг.

Численность — кривые 1 (1970 г.) и 3 (1971 г.); биомасса — кривые 2 (1970 г.) и 4 (1971 г.); озера: I — Нарочь, II — Мястро, III — Баторин (данные для станции 7).

В отличие от водоемов Нарочь и Мястро, диатомовые водоросли в прибрежной зоне оз. Баторин (рис. 2, 3) развивались менее интенсивно, чем в пелагической зоне. Так, во время весеннего максимума (конец мая 1968 г.), вызванного развитием *Cyclotella comta* var. *comta* и *Synedra acus* var. *acus*, численность их в прибрежной зоне достигала только 2.5 млн кл./л (против 6 в пелагиали) при сравнительно сходной биомассе (4.9 и 5.2 мг/л соответственно). Во время летнего максимума (начало июля 1968 г.) (*Melosira granulata* var. *granulata*) численность диатомей в прибрежной зоне составляла 6.8 млн кл./л, а биомасса — 9.3 мг/л, в то время как в пелагиали — 12.2 и 14.6 соответственно. Осенний максимум (виды рода

Melosira, *Fragilaria crotonensis*) в прибрежной зоне наступил ранее (начало августа 1968 г.). Численность диатомовых водорослей составляла при этом 5 млн кл./л, биомасса — 4 мг/л. Во время осеннего максимума в пелагиали (середина сентября 1968 г.) диатомеи имели численность 6.1 млн кл./л при биомассе 7.1 мг/л. Численность диатомовых во время минимумов в прибрежной зоне колебалась в пределах 0.5—1.6 млн кл./л (биомасса 0.9—1.9 мг/л), в пелагической зоне от 0.6 до 2.3 млн кл./л (биомасса 0.5—2.5 мг/л). Численность диатомей в придонном слое оз. Баторин составила в 1970 г. 1.3—7.3 млн кл./л (биомасса 1.3—13 мг/л), в 1971 г. — 0.7—12.2 млн кл./л (биомасса 0.1—13.3 мг/л).

Указанные различия в количественном развитии диатомовых водорослей пелагиали, прибрежной зоны и придонного слоя в озерах объясняются, вероятно, прежде всего особенностями их термического режима, а также световыми и трофическими условиями и должны приниматься во внимание при лимнологических исследованиях.

Детальное исследование видового состава диатомей в поверхностном слое донных осадков исследованных водоемов дало возможность получить их более полную экологическую характеристику (см. таблицу).

Характеристика диатомовой флоры озер Нарочь, Мястро и Баторин
(отношение к солености и pH среды; местообитания и географическое распространение)

Группы диатомей	Нарочь		Мястро		Баторин	
	число форм	%	число форм	%	число форм	%
Олигогалобы	273	97.5	135	98.5	153	99.4
В том числе:						
индифференты	244	87.1	115	84.1	136	89.2
галофилы	22	7.9	15	10.8	12	7.2
галофобы	7	2.5	5	3.6	5	3.0
Мезогалобы	7	2.5	2	1.5	1	0.6
Ацидофилы	3	1.1	3	2.2	3	1.9
Индифференты	166	59.5	69	50.6	76	49.3
Алкалифилы	84	29.5	51	37.2	59	38.4
Алкалибионты	27	9.9	14	10.0	16	10.4
Диатомеи планктона	29	10.3	19	13.8	22	14.3
Диатомеи бентоса:	251	89.7	118	86.2	132	85.7
донные	122	43.0	63	46.0	62	40.2
из обрастаний	129	46.7	55	40.2	70	45.5
Космополиты	115	40.9	64	46.7	72	46.7
Бореальные	139	49.8	66	48.2	74	48.1
Североальпийские	26	9.3	7	5.1	8	5.2

Согласно разработанной в 1927 г. Р. Кольбе системе галобности, уточненной для СССР А. И. Прошкиной-Лавренко (1953), большинство диатомовых водорослей, обнаруженных в наилках озер Нарочь, Мястро, Баторин, являются пресноводными видами — олигогалобами (97.5—99.4%). Они в свою очередь разделяются на индифференты, предпочитающие озера с минерализацией 0.2—0.3‰, к которым относится подавляющее число форм (84.1—89.2%). На втором месте стоят галофилы — виды, живущие обычно в пресной воде, но наибольшего развития достигающие при солености 0.4—0.5‰. К ним принадлежат *Cyclotella kuetzingiana* Thw. с разновидностями, *Fragilaria pinnata* Ehr. var. *pinnata*, *Cocconeis pediculus* Ehr. var. *pediculus*, *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. var. *curvata*, *Navicula cryptocephala* var. *veneta* (Kütz.) Grun., *N. pupula* Kütz. с разновидностями, *Epithemia sorex* Kütz. var. *sorex*, *E. turgida* (Ehr.) Kütz. с разновидностями и др. Количество галофобов, обитателей пресных вод с максимальным содержанием солей до 0.02‰, невелико — 2.5—3.6%. Это *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*, *T. floc-*

culosa (Roth.) Kütz., *Eunotia fallax* var. *gracillima* Krasske и др. Кроме группы олигогалобов, в поверхностном слое отложений рассматриваемых озер найдено 7 форм из категории мезогалобов (солоноватоводных): *Navicula peregrina* (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*, *Gyrosigma distortum* (W. Sm.) Cl. var. *distortum*, *Amphora coffeaeformis* var. *angularis* V. H., *A. coffeaeformis* var. *angularis* f. *curta* Poretzky et Anissimova, *Mastogloia elliptica* var. *dansei* (Thw.) Cl., *M. smithii* Thw. var. *smithii*, *M. smithii* var. *lacustris* Grun.

При анализе отношения видов pH среды использовалась шкала Хустедта (Hustedt, 1937—1939), дополненная и уточненная Порк (1967). Согласно этой классификации подавляющую часть обнаруженных форм (49.3—59.5%) составляют индифференты, развивающиеся как при кислой, так и при щелочной реакции среды. Среди планктонных форм найдены *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll., *M. italica* (Ehr.) Kütz. var. *italica*, *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun. и др., среди бентосных — *Cocconeis disculus* var. *diminuta* (Pant.) Sheshukova, *Diploneis ovalis* (Hilse) Cl. var. *ovalis*, *Navicula radiosa* Kütz. var. *radiosa*, *Gomphonema intricatum* var. *pumilum* Grun. и многие другие. Значительный процент (29.5—38.4%) диатомовой флоры составляют алкалифилы, встречающиеся при pH 7, с оптимумом распространения при pH выше 7. К ним относятся массовые планктонные виды: *Melosira granulata* var. *granulata*, *Cyclotella comta* var. *comta*, *Stephanodiscus astraea* var. *astraea* и бентосные: *Opephora martyi* Herib. var. *martyi*, *Fragilaria brevistriata* Grun. var. *brevistriata*, *F. construens* (Ehr.) Grun. с разновидностями, *Cocconeis placentula* Ehr. var. *placentula*, *Amphora ovalis* Kütz. с разновидностями. В группу алкалибионтов (9.9—10.4%) входят виды, обитающие только при pH выше 7. Это *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., *Achnanthes clevei* Grun. var. *clevei*, *Navicula lanceolata* (Ag.) Kütz. var. *lanceolata*, *N. vulpina* Kütz. var. *vulpina*, *Neidium iridis* (Ehr.) Cl. var. *iridis* и др. Наименьшую по числу форм группу составляют ацидофилы (1.1—2.2%) с преобладающим развитием при pH ниже 7: *Eunotia praerupta* Ehr. var. *praerupta*, *E. lunaris* (Ehr.) Grun. var. *lunaris*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Eucocconeis minuta* Cl. и некоторые другие. По мере повышения трофности водоема снижается доля индифферентных видов в общем составе флоры и увеличивается процент диатомей-алкалифилов и алкалибионтов.

Встреченные в поверхностном слое донных осадков исследованных озер диатомовые водоросли входят в состав двух основных сообществ: планктона и бентоса. Планктонные диатомеи составляют 10.3—14.3% от общего числа диатомовых в наилках и относятся к родам *Melosira* Ag. (6 форм), *Cyclotella* Kütz. (11 форм), *Stephanodiscus* Ehr. (4 формы), *Tabellaria* Ehr. (2 формы), *Fragilaria* Lyngb. (3 формы), *Synedra* Ehr. (5 форм), *Asterionella* Hass. (1 форма) и *Nitzschia* Hass. (1 форма). Наибольшее количество планктонных диатомей (29 видов, разновидностей и форм) обнаружено в мезотрофном озере Нарочь. Многие из них имеют массовую встречаемость, как-то: *Melosira granulata* var. *granulata*, *M. italica* var. *italica*, *Cyclotella comta* var. *comta*, *Stephanodiscus astraea* var. *astraea*, *Tabellaria fenestrata* var. *fenestrata*, *Fragilaria crotonensis*. Что касается *Asterionella formosa* и *Synedra acus* с разновидностями, то, по данным Т. М. Михеевой (1969, 1971), эти виды относятся к широко распространенным в фитопланктоне оз. Нарочь, а в донных отложениях отмечены «единично» и «редко». Такое явление отмечается многими авторами и объясняется растворением тонкопанцирных форм в водной толще при их погружении на дно. В слое наилка эвтрофных водоемов Мястро и Баторин среди планктонных видов высокие оценки обилия имеют главным образом представители рода *Melosira*. Гораздо разнообразнее в качественном отношении бентические диатомовые водоросли (85.7—89.7%), среди которых выделяют донные диатомеи и диатомеи обрастаний. В среднеглубоком, с широко развитой литоральной зоной и прозрачном озере Нарочь диатомовые бентоса принадлежат к 27 родам (251 форма). К числу типичных донных организмов относятся *Diploneis domblittensis* (Grun.) Cl. с разновидностями,

D. ovalis (Hilse) Cl. var. *ovalis*, *Navicula oblonga* Kütz. var. *oblonga*, *N. tuscula* (Ehr.) Grun. с разновидностями, *Gyrosigma attenuatum* (Kütz.) Rabenh. var. *attenuatum*, *Amphora ovalis* var. *pediculus* Kütz., *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W. Sm. var. *elliptica*, *C. solea* (Bréb.) W. Sm. с разновидностями и др. Среди эпифитов часто встречаются виды родов *Opephora* Petit, *Fragilaria* Lyngb., *Cocconeis* Ehr., *Achnanthes* Bory, *Mastogloia* Thw., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ag., *Epithemia* Bréb., *Rhopalodia* O. Müll. Особо следует упомянуть о находке в поверхностных илах оз. Нарочь эпифитной формы *Gomphocymbella ancyli* (Cl.) Hust., так как в современных водоемах Советского Союза она пока неизвестна. Этот реликтовый вид имеет максимальную оценку обилия «часто».

По сравнению с Нарочью в неглубоких и малопрозрачных озерах Мястро и Баторин количество бентических диатомей, найденных в поверхностном слое осадков, меньше и составляет 118—132 формы. Обитатели дна и перифитона в них представлены следующими видами: *Opephora martyi* var. *martyi*, *Fragilaria brevistriata* var. *brevistriata*, *F. construens* с разновидностями, *Navicula jentzschii* Grun., *Amphora ovalis* Kütz. с разновидностями, *Cymbella turgida* (Greg.) Cl. var. *turgida*, *C. ventricosa* Kütz. var. *ventricosa* и др.

В поверхностных отложениях рассматриваемых водоемов количественно доминируют бореальные диатомовые водоросли (48.1—49.8%). К ним принадлежат *Melosira arenaria* Moore var. *arenaria*, *Cyclotella quadriiuncta* (Schröter) Hust., *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust., *Diploneis domblittensis* var. *subconstricta* A. Cl., *Navicula scutelloides* W. Sm. var. *scutelloides*, многие виды родов *Pinnularia* Ehr., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ag., *Nitzschia* Hass., *Cymatopleura* W. Sm., *Campylodiscus* Ehr. Оценка обилия большинства бореальных видов — «часто» и «в массе». Несколько уступают по численности бореальным диатомеям космополиты (40.9—46.7%). Среди них преобладают многие виды родов *Melosira* Ag., *Cyclotella* Kütz., *Stephanodiscus* Ehr., *Fragilaria* Lyngb., *Amphora* Ehr., *Synedra* Ehr., *Mastogloia* Thw., а также некоторые представители родов *Achnanthes* Bory, *Navicula* Bory, *Cymbella* Ag. Группа североальпийских диатомей — стенотермных, холодолюбивых, типичных для северных и горных водоемов, составляет 5.1—9.3%. Таковы встреченные с оценкой обилия от «редко» до «часто» *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz., *Cocconeis disculus* (Schum.) Cl. с разновидностями, *C. thumensis* A. Mayer, *Achnanthes nodosa* A. Cl., *Neidium dubium* (Ehr.) Cl. var. *dubium*, *Gomphocymbella ancyli* (Cl.) Hust. и найденные «единично» *Cyclotella bodanica* Eulenst. var. *bodanica*, *Eucocconeis flexella* Kütz. var. *flexella*, *E. lapponica* Hust., *Stauroneis smithii* var. *incisa* Pant., *S. smithii* var. *karelica* Wisl. et Kolbe, *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl. var. *aspera*, *Rhopalodia parallela* (Grun.) O. Müll. Сопоставление диатомовой флоры разнотипных водоемов показывает, что в мезотрофном оз. Нарочь преобладают бореальные формы, в эвтрофном оз. Баторин и промежуточном по типу оз. Мястро заметно повышается роль космополитов.

ЛИТЕРАТУРА

(Винберг Г. Г., В. А. Бабицкий, С. И. Гаврилов, Г. В. Гладкий, И. С. Захаренков, Р. З. Ковалевская, Т. М. Михеева, П. С. Невядомская, А. П. Остапеня, П. Г. Петрович, Ю. С. Потаенко, О. Ф. Якушко). Winberg G. G., V. A. Babitsky, S. I. Gavrilov, G. V. Gladky, I. S. Zakharenkov, R. Z. Kovalevskaya, T. M. Mikheyeva, P. S. Nevyadomskaya, A. P. Ostapenya, P. G. Petrovich, J. S. Potaenko, O. F. Jakushko. (1972). Biological productivity of different types of lakes. Prod. Probl. Freshwaters. Proc. IBR-UNESCO Symp. Kazimierz-Dolny, Warszawa—Krakow. — Диатомовый анализ. (1949). Кн. I. Под ред. А. Н. Криштофовича. — Михеева Т. М. (1969). Озерный фитопланктон и его продукционные возможности в водоемах разного типа. Автореф. канд. дисс. — Михеева Т. М. (1970). Фитопланктон озера Дривяты. В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. Под. ред. Г. Г. Винберга. — Михеева Т. М. (1971). Видовой состав фитопланктона озер Белоруссии. В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Под ред. П. Г. Петровича. — Порк М. (1967). Диатомовые водоросли

(*Bacillaryophyta*) озер Эстонской ССР. Автореф. канд. дисс. — Прошкина-Лавренко А. И. (1953). Диатомовые водоросли — показатели солености воды. Диатомовый сборник. Отв. ред. А. И. Прошкина-Лавренко и В. С. Шешукова. — Травянко В. С., Л. В. Евдокимова. (1968). Микробентометр МБ-ТЕ. Гидробиол. ж., 4, 1. — Якушко О. Ф. (1971). Белорусское Поозерье. — Hustedt F. (1937—1939). Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Java, Bali und Sumatra. Arch. Hydrobiol., Suppl. 15, 16, 17. — Kolbe R. W. (1927). Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenforschung, 7.

Белорусский университет
и
Институт геохимии и геофизики
Академии наук БССР,
г. Минск.

Получено 22 VI 1973.

УДК 537.533.35 : 581.526.325 : 582.232

Б. В. Громов, Е. И. Гаевская, К. А. Мамкаева

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЛАНКТОННОЙ АЗОТФИКСИРУЮЩЕЙ СИНЕЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *ANABAENA KARAKUMICA* KOGAN

B. V. GROMOV, E. I. GAEVSKAJA, K. A. MAMKAEVA.
FINE STRUCTURE OF PLANCTONIC NITROGEN-FIXING BLUE-GREEN ALGA *ANABAENA KARAKUMICA* KOGAN

В работе приведено описание ультратонкого строения вегетативных клеток, гетероцист и спор синезеленой водоросли *Anabaena karakumica*.

Anabaena karakumica выделена в культуру из воды Каракумского канала и описана в качестве нового вида Ш. И. Коганом (1966, 1967а, б). *A. karakumica* — типично планктонный вид. Развитие в планктоне этой водоросли может оказывать влияние на азотный баланс водоема, так как она способна к энергичной азотфиксации.

A. karakumica является удобным объектом лабораторных исследований; кроме того, по данным А. М. Музафарова с соавторами (1968), она может рассматриваться в качестве формы, перспективной для массовой культуры. Подробное изучение особенностей этого вида представляет, таким образом, несомненный интерес. В настоящем сообщении приведены результаты изучения ультраструктуры *A. karakumica*.

Материал и методы

В работе была использована культура *A. karakumica*, полученная от Ш. И. Когана. В нашей коллекции она имеет номер 448. Исходная культура была клонирована и очищена от сопутствующих бактерий путем рассевов на агаре и отбора микрокапилляром отдельных трихомов. Водоросль выращивали в жидкой среде № 6 (Громов, 1965) в колбах на качалке в атмосфере с 5%-м CO_2 при непрерывном освещении люминесцентными лампами (около 2500 лк на уровне среды). Водоросли, отделенные от среды центрифугированием, фиксировали 2.5%-м раствором глютаральдегида в какодилатном буфере (pH 7.0) 4 часа при комнатной температуре; затем дополнительно фиксировали OsO_4 в этом же буфере в течение ночи при 4°, или 2%-м незабуференным раствором перманганата калия 15 минут при комнатной температуре. Материал обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации. Для контрастирования материала к спиртам 70—100° добавляли уранилацетат. Материал заливали в аралдит, срезы были получены на ультратоме LKB-III. После контрастирования цитратом свинца срезы просматривали в микроскопе Hitachi-11 E при ускоряющем напряжении 75 кв.

Результаты и обсуждение

Боченкообразные вегетативные клетки *A. karakumica* содержат тилакоиды парахроматофора (по Пешкову, 1964), расположенные параллельными рядами по 3—8 в периферической части клетки, хотя часто их упорядоченное расположение нарушено (рис. 1, 2, 7, см. вклейки). Каждый тилакоид образован двумя ламеллами. При фиксации глютаральдегидом-перманганатом ламеллы выявляются более четко (рис. 1, 2), в некоторых участках клетки намечается контакт ламелл с цитоплазматической мембраной (рис. 2, стрелка). При фиксации глютаральдегидом-осмием видны преимущественно светлые линии, обозначающие, очевидно, просветы между сдвоенными ламеллами тилакоидов парахроматофора (рис. 7).

Вегетативные клетки окружены электронноплотной цитоплазматической мембраной и клеточной стенкой, состоящей из четырех слоев (рис. 3 и 4). В соответствии с терминологией, предложенной Джостом (Jost, 1965), это внутренний, прозрачный для электронов, слой L-*I*, электронноплотный слой L-*II*, по современным представлениям состоящий из мукопептида и определяющий прочность клеточной стенки (Lindsey и др., 1971, Jensen a. Sicko, 1971), второй электроннопрозрачный слой L-*III* и внешняя трехконтурная мембрана L-*IV*. После фиксации глютаральдегидом-перманганатом в клеточной стенке выявляется только два слоя (рис. 2). Вегетативная клетка снаружи покрыта тонким слоем вещества малой электронной плотности (рис. 4). Этот слой выявляется не у всех клеток и, видимо, представляет собой вещество микрокапсулы. При исследовании водоросли в световом микроскопе капсула никогда не обнаруживается.

Вегетативные клетки содержат разнообразные включения. В клетках, фиксированных глютаральдегидом-перманганатом, видны участки средней электронной плотности, окруженные ламеллами парахроматофора (рис. 1), и крупные прозрачные вакуоли (рис. 2). При данной фиксации так могут выглядеть цианофициновые гранулы (Miller a. Lang, 1968; Lang a. Fisher, 1969). Другой тип включений вегетативных клеток — прозрачные вакуоли с плотным зернистым содержимым (рис. 2). На ультратонких срезах подобные картины могут давать гранулы полифосфатов (Fisher, 1971).

Для *A. karakumica* характерны также овальные, крайне электронноплотные включения, окруженные мембраной и прилегающие к мембранам парахроматофора (рис. 1, 2, 5, 6). Электронноплотный центр таких включений часто окружен более светлым периферическим ободком. Около внутренней стороны парахроматофора расположены шестигранные включения, а между тилакоидами — мелкие зерна средней электронной плотности (рис. 7). Включения последнего типа обозначают как альфа-гранулы. Они представляют собой зерна гликогена (Chao a. Bowen, 1971). Природа шестигранных включений, обнаруженных у многих синезеленых водорослей, пока остается неясной. На рис. 2 в верхней клетке видно также включение, окруженное тонкой мембраной и имеющее такую же плотность как и цитоплазма. В известной нам литературе описания подобных включений синезеленых водорослей не встречается. Однако ограниченность имеющегося материала не позволяет дать им подробную характеристику.

Клетки *A. karakumica* всегда содержат более или менее многочисленные газовые вакуоли, расположенные преимущественно по периферии (рис. 1). Газовые вакуоли представляют собой сотовидные скопления цилиндров; в одном таком скоплении может быть от нескольких цилиндров до нескольких десятков цилиндров (рис. 8). Интересно, что стопки газовых вакуолей расположены всегда строго перпендикулярно друг

к другу (рис. 8). Газовые вакуоли окружены тонкой мембраной. не обнаруживающей тройного контура. По современным представлениям, мембрана газовых вакуолей имеет чисто белковую природу (Cohen-Bazire и др., 1969).

Процесс дифференцировки клеток, приводящий к образованию гетероцист и спор, связан с существенными структурными перестройками. Шаровидные гетероцисты *A. karakumica* имеют сложную оболочку (рис. 9 и 10), состоящую из трех слоев, по терминологии Ланг и Фея (Lang a. Fay, 1971) — это внутренний пластинчатый (laminated), гомогенный промежуточный и внешний фибриллярный слои. Канал поры гетероцисты, соединяющий ее с соседней вегетативной клеткой, заполнен гомогенным содержимым. От вегетативной клетки содержимое гетероцисты отделено перегородкой, замыкающей канал. Гетероциста содержит многочисленные беспорядочно расположенные ламеллы и электронноплотные округлые включения. Около канала поры расположен электронноплотный зернистый материал, связанный с ламеллами.

Споры *A. karakumica* одеты толстой оболочкой (рис. 11) и содержат сложную сеть сдвоенных мембран, многочисленные альфа-гранулы и более редкие округлые электронноплотные включения (рис. 12). Сходное строение спор *Cylindrospermum* наблюдали Миллер и Ланг (Miller a. Lang, 1968).

Характерной особенностью *A. karakumica* является постоянное присутствие в клетках газовых вакуолей, что, видимо, можно рассматривать в качестве одного из признаков этого вида. В то же время ультраструктура вегетативных клеток, гетероцист и спор не обнаруживает какихлибо особенностей, которые можно было бы рассматривать в качестве видовых. Все виды *Anabaena*, исследованные к настоящему времени, имеют сходную ультраструктуру (Lang, 1965; Lang a. Fisher, 1969; Lang a. Fay, 1971). Огромное морфологическое разнообразие синезеленых водорослей вообще, видимо, сочетается со значительным консерватизмом их ультраструктуры. С другой стороны, результаты изучения ультраструктуры *A. karakumica* заставляют обратить внимание на сложную перестройку ультраструктуры клеток синезеленых водорослей в процессе их дифференцировки на гетероцисты и споры.

ЛИТЕРАТУРА

Громов Б. В. (1965). Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. Тр. Петергофск. биол. инст., 19. — Коган Ш. И. (1966). Азотфиксирующие синезеленые водоросли из водоемов и почв Южной Туркмении. Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., 3. — Коган Ш. И. (1967а). О тропическом элементе во флоре синезеленых водорослей водоемов Южной Туркмении. Бот. ж., 52, 7. — Коган Ш. И. (1967б). Новые виды планктонных синезеленых водорослей родов *Anabaena*, *Anabaenopsis* и *Raphidiopsis* из Каракумского канала (Туркменская ССР). Новости систематики низших растений, 1967. — Музафаров А. М., М. А. Кучкарова, О. Г. Воропаева. (1968). Материалы к изучению азотфиксирующих синезеленых водорослей Узбекистана. Тез. докл. совещ. по проблеме «Биологическая фиксация атмосферного азота», Киев. — Пешков М. А. (1964). Современные представления о строении протопласта синезеленых водорослей. В сб.: Биология синезеленых водорослей, М., МГУ. — Chao L. a. C. C. Bowen. (1971). Purification and properties of glycogen isolated from a blue-green alga, *Nostoc muscorum*. J. Bacteriol., 105, 1. — Cohen-Bazire G., R. Kunisawa, N. Pfennig. (1969). Comparative study of the structure of gas vacuoles. J. Bacteriol., 100, 2. — Fisher K. A. (1971). Polyphosphate in a chlorococcalean alga. Phycologia, 10. 2/3. — Jensen T. E. a. L. M. Sicko. (1971). The effect of lysozyme on cell wall morphology in a blue-green alga, *Cylindrospermum* sp., J. Gener. Microbiol., 68, 1. — Jost M. (1965). Die Ultrastructur von *Oscillatoria rubescens*. Arch. Mikrobiol., 50, 2. — Lang N. J. (1965). Electron microscopic study of heterocyst development in *Anabaena azolla* Strasburger. J. Phycol., 1, 1. — Lang N. J. a. P. Fay. (1971). The heterocysts of blue-green algae. II. Details of ultrastructure. Proc. Roy. Soc. London, B., 178. — Lang N. J. a. K. A. Fisher. (1969). Variation in the fixation image of «Structured granules» in *Anabaena*. Arch. Mikrobiol., 67, 2. — Lindsey J. K., B. D. Vanie, J. S. Keeter, V. E. Scholes. (1971). Spheroplast formation and associated ultrastructural changes in a synchronous culture

of *Anacystis nidulans* treated with lysozyme. J. Phycol., 7, 1. — Miller M. M. a. N. J. Lang. (1968). The fine structure of akinete formation and germination in *Cylindrospermum*. Arch. Mikrobiol., 60, 3.

Биологический институт
Ленинградского государственного
университета.

Получено 15 V 1973.

УДК 581.522.4 . 58.036 : 581.162.1 : 635.965.285.3

И. Е. Каменцева

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ФУНКЦИЙ КЛЕТОК ЛИСТА ЭФЕМЕРОИДНЫХ И ДЛИТЕЛЬНО ВЕГЕТИРУЮЩИХ ВИДОВ *ALLIUM*

I. E. KAMENTSEVA. THERMOSTABILITY OF SOME CELLULAR FUNCTIONS IN LEAVES OF VARIOUS *ALLIUM* SPECIES WITH EPHEMEROID AND PROLONGED VEGETATION CYCLES

Сравнение теплоустойчивости клеток листа различных видов эфемероидных и длительно вегетирующих луков показало, что плазмолиз и дыхание у менее теплолюбивых эфемероидных видов подавляются при более низких температурах прогрева, чем у длительно вегетирующих видов, развивающихся при более высоких температурах окружающей среды.

В работах ряда исследователей было показано соответствие между температурой обитания многих видов растений и устойчивостью клеток к нагреву (Александров, 1965, 1969; Библь, 1965). Как правило, изучение устойчивости проводилось на основе какого-либо одного критерия жизнеспособности (движение протоплазмы, способность к плазмолизу, появление некротических пятен и т. д.). Между тем принципиальное значение имеет вопрос — все ли клеточные функции изменяют свою теплоустойчивость при адаптации организма к новым температурным условиям среды. Это важно знать также с методической точки зрения при выборе критерия жизнеспособности клеток сравниваемых видов. Имеющиеся в настоящее время данные показывают, что в ряде случаев при сравнении родственных видов, четко различающихся по температурному режиму среды обитания, наблюдается соответствие между теплолюбивостью вида и теплоустойчивостью клеток по многим изученным функциям (Фельдман и др., 1963; Фельдман и др., неопубликованные данные). Наиболее подробно изучена температурная чувствительность разных клеточных функций у двух близкородственных видов *Leucojum*, различающихся по срокам вегетации (Фельдман, 1964; Фельдман, Каменцева. 1971) и у видов *Ornithogalum* умеренных широт и тропиков (Фельдман и др., неопубликованные данные). Движение протоплазмы, способность к плазмолизу и восстановлению хлористого тетразолия, фотосинтез и дыхание оказались теплоустойчивее у видов с более поздними сроками вегетации (*Leucojum aestivum*) или с более южным ареалом (*Ornithogalum caudatum*). Аналогичные данные получены при сравнении некоторых показателей устойчивости (появление некротических пятен, угнетение фотосинтеза) неродственных видов из разных климатических зон при обследовании достаточно большого числа таксонов (Pisek и др., 1968).

Однако число исследованных видов недостаточно для окончательных выводов. В связи с этим была проведена настоящая работа.

Ранее было показано, что устойчивость движения протоплазмы в эпидермисе листьев луков, вегетирующих ранней весной при относительно низких температурах, ниже, чем у более теплолюбивых видов с длительным циклом развития (Фельдман, Каменцева, неопубликованные данные).

Цель настоящей работы заключалась в сравнении данных, полученных при изучении движения протоплазмы, с результатами оценки температурной чувствительности разных видов лука по другим показателям. В качестве таких показателей были выбраны: 1) способность к плазмолизу, которая характеризует устойчивость отдельных эпидермальных клеток, и 2) дыхание, характеризующее устойчивость листа в целом. Таким образом, мы получили возможность сравнить устойчивость клеток разных видов лука как по ранее изученной термолабильной функции (движение протоплазмы), так и по более термостабильным функциям (плазмолиз, дыхание).

Материал и методика

Для работы были выбраны две группы видов лука, различающихся по теплолюбивости. Первая группа включает эфемероидные виды, вегетирующие весной — в начале лета. В пределах Советского Союза они встречаются в основном в Средней Азии, в горно-степном и горно-пустынном поясах. Вторая группа состоит из длительно вегетирующих видов. Они начинают свое развитие весной и при благоприятных условиях (отсутствие летней засухи) заканчивают свою вегетацию осенью. Таким образом, их вегетация приходится в основном на более жаркое время. Длительно вегетирующие луки имеют, как правило, более широкий ареал и растут в лугово-степном поясе гор. По данным О. В. Даевой (1959), у луков с эфемероидным типом развития даже в благоприятных условиях продолжительность жизни листьев с момента их закладки составляет 3—4 месяца, а у луков с длительным периодом вегетации — 10—11 месяцев. Меньшая теплолюбивость эфемероидных луков проявляется также в более низкой температуре прорастания их семян (Даева, 1953).

Основная работа была проведена в Ленинграде в весенне-летние периоды 1971—1973 гг. на луках из коллекции Л. И. Вахтиной, растущих в открытом грунте Ботанического института АН СССР. Часть определений теплоустойчивости движения протоплазмы и плазмолиза была выполнена весной 1972 г. в Ашхабаде на луках, выращиваемых в Ботаническом саду Туркменской АН ССР, а также на растениях, собранных в естественных местообитаниях в окрестностях Ашхабада.[1] Опыты, в которых определялась теплоустойчивость дыхания, проводились только в Ленинграде. Всего изучено 7 видов эфемероидных луков (*Allium altissimum* Regel, *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. giganteum* Regel, *A. christophii* Trautv., *A. karataviense* Regel, *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don, *A. winklerianum* Regel и 9 видов длительно вегетирующих луков (*A. galanthum* Kar. et Kir., *A. oschaninii* B. Fedtsch., *A. pskemense* B. Fedtsch., *A. vavilovii* M. Pop. et Vved., *A. hymenorrhizum* Ledeb., *A. nutans* L., *A. polyphyllum* Kar. et Kir., *A. schoenoprasum* L., *A. senescens* L.).[2] Все изученные эфемероидные луки относятся к секции *Molium*, а длительно вегетирующие к секциям *Cepa* и *Rhiziridium* (по системе Введенского, 1935). В опыт брались закончившие рост листья растений, находившихся в фазах бутонизации и цветения (эфемероидные) или в фазах цветения и плодоношения (длительно вегетирующие).

При изучении теплоустойчивости по подавлению способности клеток к плазмолизу предварительно определяли концентрацию сахарозы, вызывающую через 10 мин. плазмолиз в большинстве клеток. Для эфемероидных луков эта концентрация сахарозы колебалась в пределах 0.4—0.7 М, а для длительно вегетирующих — в пределах 0.5—1.0 М. Для опытов брали концентрацию сахарозы на 0.1—0.2 М выше той, которая вызывает пограничный плазмолиз. Концентрации сахарозы, вызывающие пограничный плазмолиз, в разные годы исследований совпали. Кусочки листьев прогревали 5 мин. в воде, охлаждали и инфильтрировали раствором сахарозы. Через 10—20 мин. их просматривали под микроскопом в этом же растворе. Устойчивость характеризовали той максимальной температурой, при которой сохраняется способность к плазмолизу не более чем у 5—10% просмотренных клеток (просматривалось 100—200 клеток). Определения теплоустойчивости по способности к плазмолизу проводили не менее чем на 10—20 листьях.

Интенсивность дыхания листьев лука определяли манометрическим методом при 25° в течение 90 мин., снимая показания через каждые 15 мин. Интенсивность дыхания эфемероидных и длительно вегетирующих луков существенно не различалась. У большинства видов она равнялась 150—170 мкл O_2/час·г/сырого веса. Наибольшая интенсивность дыхания была у *A. hymenorrhizum*, а наименьшая — у *A. nutans* (соответственно 244 и 130 мкл O_2/час·г сырого веса).

Для определения теплоустойчивости дыхания кусочки листьев прогревали в водяном термостате в полиэтиленовых мешочках 15 мин., а затем их быстро охлаждали и при 25° измеряли интенсивность дыхания. Интенсивность дыхания прогретых и непрогретых листьев держалась на одном уровне в течение всего хода измерения (90 мин.), исключая опыты, в которых прогрев вызывал стимуляцию дыхания. Теплоустойчивость характеризовали по степени подавления этой функции после прогрева, выражая ее в процентах от интенсивности дыхания непрогретых листьев. Измерения проводили в 6—12-кратной повторности.

Полученные средние значения оценивали с помощью t-критерия Стьюдента для $p \leqslant 0.05$.

Результаты и обсуждение

Данные о теплоустойчивости плазмолиза в эпидермисе листьев разных видов лука приведены в таблице. Прежде всего следует отметить, что в Ленинграде и Ашхабаде теплоустойчивость клеток у представителей одного и того же вида одинакова, несмотря на разные температурные режимы. Это еще раз подтверждает представление о видоспецифичности уровня теплоустойчивости клеток (Александров, 1965, 1969). Устойчивость плазмолиза в клетках эфемероидных луков колеблется от 56.4° до 58.4°. Клетки длительно вегетирующих видов оказались более теплоустойчивыми: температура подавления способности к плазмолизу у них лежит в интервале от 59.4° до 61.1°. Эти данные согласуются с результатами, полученными ранее (Фельдман, Каменцева, неопубликованные данные) при изучении первичной теплоустойчивости движения протоплазмы: у эфемероидных видов температура остановки движения протоплазмы ниже, чем у длительно вегетирующих (см. таблицу). На рис. 1 представлен график, иллюстрирующий наличие положительной корреляции между теплоустойчивостью движения протоплазмы и теплоустойчивостью способности к плазмолизу в клетках эфемероидных и длительно вегетирующих луков ($r=0.87\pm0.1$). Необходимо отметить, что в пределах каждой группы луков — эфемероидных и длительно вегетирующих — нет соответствия в теплоустойчивости движения протоплазмы и плазмолиза (см. таблицу). В качестве примера можно привести *A. oschaninii*, который характеризуется наименьшей среди длительно вегетирующих луков теплоустойчивостью движения протоплазмы и наибольшей теплоустойчивостью способности к плазмолизу (см. таблицу).

Рис. 2 иллюстрирует влияние 15-минутного прогрева листьев на интенсивность дыхания разных видов лука. График построен на основании данных, полученных за первые 15 мин. определения интенсивности дыхания после прогрева. У большинства видов сразу же после прогрева в интервале между 47—52° наблюдалась стимуляция дыхания, достигавшая в некоторых случаях 40—50% (*A. altissimum*, *A. karataviense*, *A. pskemense*).

[1] Приношу искреннюю благодарность Л. И. Вахтиной за предоставленную возможность использовать ее коллекцию. Я благодарю также сотрудника Ботанического института Академии наук Туркменской ССР А. Язкулыева за помощь при сборе материала.

[2] Латинские названия растений приводятся по книге «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

Теплоустойчивость эпидермальных клеток листа различных видов *Allium*

Виды	Температура 5-минутного прогрева (в °С), подавляющая			
	способность к плазмолизу		движение протоплазмы	
	Ленинград	Ашхабад	Ленинград	Ашхабад
Эфемероиды Секция *Molium*				
A. karataviense	56.4 0.1	—	42.9±0.1	
A. aflatunense	56.5±0.1	—	42.7±0.1	
A. paradoxum	57.0±0.3	57.7±0.1	43.1±0.1	43.0±0.2
A. giganteum	58.4±0.3	57.9±0.2	43.2±0.1	42.9±0.2
A. christophii		57.5±0.2		43.5±0.2
A. winklerianum	57.8+0.3		43.6±0.1	
A. suvorovii		57.5+0.2		43.9±0.1
A. altissimum	57.8±0.2		43.8±0.1	44.0±0.1
Длительно вегетирующие				
Секция *Cepa*				
A. oschaninii	61.1±0.2		44.5±0.2	
A. pskemense	60.9±0.2		45.7±0.1	
A. vavilovii		59.9±0.2		45.8±0.2
A. galanthum	61.0±0.2		45.9+0.1	
Секция *Rhiziridium*				
A. nutans	60.0±0.2		45.5±0.2	
A. hymenorrhizum	60.5±0.3		45.6±0.1	
A. senescens	59.4±0.1		45.9±0.1	
A. polyphyllum	61.0±0.2		46.2±0.2	
A. schoenoprasum	59.7+0.2		46.5+0.1	

В ходе дальнейшего определения за 90 мин. уровень дыхания в этих случаях снижался на 20—30%. У некоторых видов лука (*A. hymenorrhizum*, *A. senescens*) после воздействия этих и более низких температур происходило сильное угнетение дыхания. При работе с *A. hymenorrhizum* угнетение дыхания удалось устранить, определяя теплоустойчивость дыхания не сразу после приготовления кусочков листьев, а после трехчасового выдерживания их во влажной камере (рис. 3, кривые *1* и *2*). В то же время у *A. senescens* не удалось ликвидировать снижение уровня дыхания при относительно низких температурах прогрева. Причину угнетения дыхания при относительно невысокой температуре прогрева нам выяснить не удалось. Во всяком случае оно не связано с дегидратацией во время прогрева, так как у изученных нами луков потеря воды составляет не более 4%.

Независимо от того, происходит ли при относительно низких температурах прогрева стимуляция или снижение дыхания, после прогрева при более высоких температурах почти все кривые становятся прямолинейными и имеют крутой наклон, приблизительно одинаковый у всех видов. Это позволяет сравнивать теплоустойчивость дыхания разных видов. По возрастающей теплоустойчивости дыхания получен следующий ряд: *A. pskemense* < *A. galanthum* = *A. altissimum* < *A. karataviense* ≤ *A. nutans* ≤ *A. polyphyllum*, *A. hymenorrhizum*, *A. senescens*. Такой же ряд теплоустойчивости дыхания у разных видов лука получается в том случае, если интенсивность дыхания измеряли в течение 90 мин. Следовательно, длительно вегетирующие виды из секции *Rhisiridium* (*A. nutans*, *A. polyphyllum*, *A. hymenorrhizum*, *A. senescens*) обладают большей теплоустойчивостью дыхания по сравнению с эфемероидными видами (*A. altissimum*, *A. karataviense*). Это соответствует данным, полученным при изучении теплоустойчивости плазмолиза и движения протоплазмы (см. таблицу).

Иной результат получен для видов из секции *Cepa* (*A. pskemense*, *A. galanthum*). Несмотря на то что эти луки имеют длительный цикл развития и теплоустойчивость плазмолиза и движения протоплазмы у них выше, чем у эфемероидных луков, по теплоустойчивости дыхания они не отличаются от последних (рис. 2, сравните кривые *1*, *2* и *3*, *4*). Можно ли на основании этих данных сделать вывод о том, что нет соответствия между теплолюбивостью видов *Allium* и теплоустойчивостью дыхания? Однозначный ответ на этот вопрос был бы неправилен. Дело в том, что в листьях лука содержатся специфические токсичные вещества, которые в пределах одной секции имеют близкий химический состав (Bernhard, 1970). После приготовления высечек в результате пореза происходит выделение токсичных веществ, ускоряющих гибель клеток в условиях in vitro. Прежде всего это выражается в малом сроке переживания кусочков листа луков во влажной камере на рассеянном свету (3—7 дней), при этом наименьший срок жизни имеют луки из секции *Cepa*. В то же время высечки растений многих других видов живут несколько месяцев. Дыхание, по-видимому, также чувствительно к действию специфических токсичных веществ, особенно у луков из секции *Cepa*. Мы заметили это, сравнивая кривые инактивации дыхания после прогрева кусочков в воде и в полиэтиленовых мешочках. Прогрев в воде, в которую легко диффундируют токсичные вещества, приводит к более сильному угнетению дыхания у *A. galanthum* и *A. pskemense*, тогда как у эфемероидных луков (*A. altissimum*, *A. karataviense*) условия прогрева не влияют на степень температурной инактивации дыхания (рис. 4). Возможно, что даже в полиэтиленовых мешочках происходит самоотравление специфическими ве-

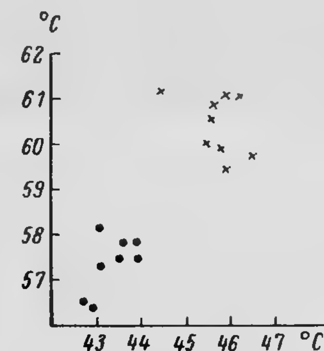


Рис. 1. Соотношение между теплоустойчивостью движения протоплазмы и теплоустойчивостью плазмолиза разных видов *Allium*.

По оси абсцисс — максимальная температура, при которой после 5-минутного прогрева сохраняется движение протоплазмы; *по оси ординат* — максимальная температура, при которой после 5-минутного прогрева сохраняется способность к плазмолизу; *кружки* — эфемероидные луки, *крестики* — длительно вегетирующие луки.

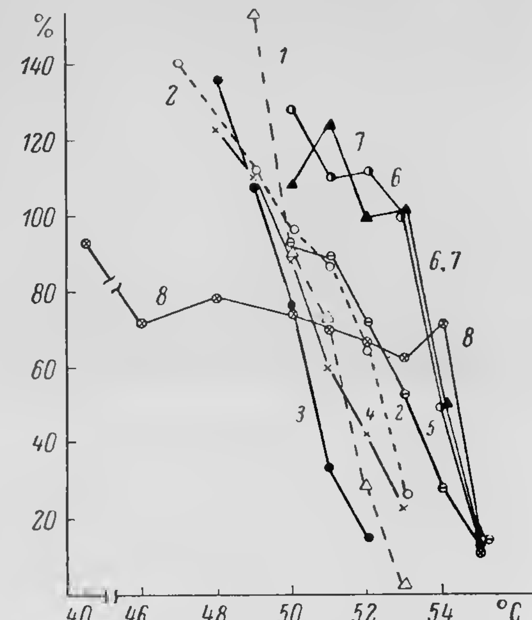


Рис. 2. Последействие 15-минутного прогрева листьев на интенсивность дыхания разных видов *Allium*.

1 — *A. altissimum*; *2* — *A. karataviense*; *3* — *A. pskemense*; *4* — *A. galanthum*; *5* — *A. nutans*; *6* — *A. polyphyllum*; *7* — *A. hymenorrhizum*; *8* — *A. senescens*. *По оси абсцисс* — температура прогрева; *по оси ординат* — интенсивность дыхания прогретых листьев в процентах от дыхания непрогретых листьев. Данные об интенсивности дыхания приведены за первые 15 минут измерения после прогрева.

ществами, и ход кривой инактивации дыхания отражает суммацию этого повреждения с результатом воздействия высокой температуры. Поэтому то, что мы не обнаружили более высокого уровня теплоустойчивости дыхания у длительно вегетирующих луков секции *Cepa*, скорее всего является следствием методических причин. Напомним, что у ряда других растений (*Leucojum*, *Ornithogalum*) температурная чувствительность дыхания безусловно соответствовала теплолюбивости сравниваемых видов (Фельдман, Каменцева, 1971; и другие неопубликованные данные).

Подведем итоги изложенным результатам. Клетки эфемероидных лу-

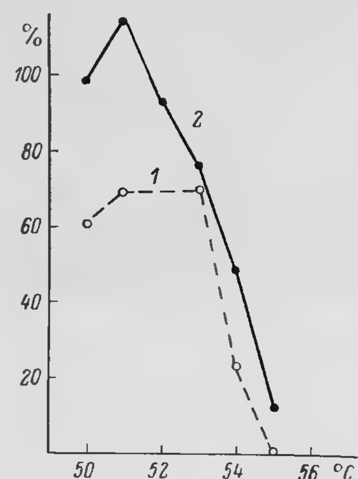


Рис. 3. Последействие 15-минутного прогрева листьев на интенсивность дыхания *Allium hymenorrhizum*.

По оси абсцисс — температура прогрева; *по оси ординат* — интенсивность дыхания в процентах от дыхания непрогретых листьев; *1* — прогрев сразу после нарезания кусочков; *2* — прогрев через 3 часа после нарезания кусочков.

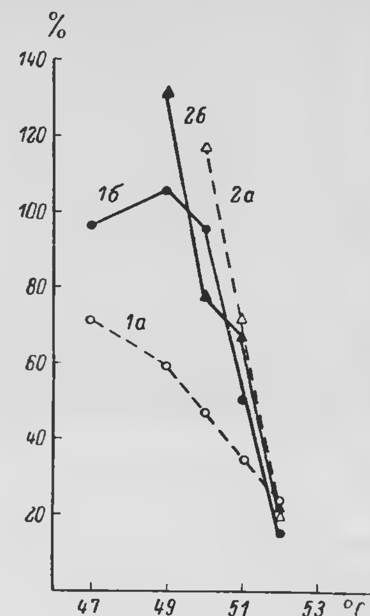


Рис. 4. Влияние температуры прогрева на интенсивность дыхания листьев при прогреве в воде и в полиэтиленовых мешочках.

По оси абсцисс — температура прогрева; *по оси ординат* — интенсивность дыхания в процентах от дыхания непрогретых листьев; *1а* и *1б* — *Allium pskemense*; *2а* и *2б* — *A. altissimum*; *сплошные линии* — прогрев в полиэтиленовых мешочках; *пунктирные линии* — прогрев в воде.

ков, которые развиваются при более низких температурах окружающей среды, чувствительнее к нагреву, чем клетки длительно вегетирующих луков, живущих при более высоких температурах. Это наблюдается при сравнении как термолабильных функций (движение протоплазмы), так и более термостабильных функций (способность к плазмолизу, дыхание). Таким образом, процесс приспособления к температурным условиям окружающей среды затрагивает различные клеточные структуры и его можно обнаружить по многим критериям жизнеспособности. Однако в некоторых случаях при использовании того или иного критерия могут возникать побочные явления, затрудняющие интерпретацию полученных результатов. Так, например, у ряда видов лука инактивация дыхания в некоторых температурных интервалах определяется не столько чувствительностью функции дыхания к нагреву, сколько иными причинами, например выделением специфических токсических веществ. Пока еще, по-видимому, рано говорить о том, какой из процессов, используемых в качестве критериев жизнеспособности, меньше всего связан с побочными явлениями. Поэтому мы считаем, что для сравнения видов, различающихся по теплолюбивости, можно и должно использовать различные клеточные функции.

Выводы

1. Эфемероидные и длительно вегетирующие виды луков, обитающие в разных температурных условиях, различаются по теплоустойчивости, способности к плазмолизу. У эфемероидных видов способность к плазмолизу после 5 мин. прогрева подавляется при температурах 56.4—58.4°. У длительно вегетирующих видов подавление способности к плазмолизу происходит при температурах от 59.4° до 61.1°. Такое же соотношение в температурной чувствительности клеток этих двух групп луков наблюдалось при изучении теплоустойчивости движения протоплазмы.

2. Длительно вегетирующие луки из секции *Rhiziridium* оказались устойчивее к нагреву и по функции дыхания по сравнению с эфемероидными видами секции *Molium*. Температура 50%-го подавления дыхания для луков из секции *Rhiziridium* равна 53—54°, а для эфемероидных луков — 51—52°. Однако у эфемероидных и длительно вегетирующих луков из секции *Cepa* устойчивость дыхания к нагреву оказалась одинаковой. Предполагается, что этот результат обусловлен методическими причинами.

3. Представители одного и того же вида, культивируемые в Ленинграде и Ашхабаде, а также произрастающие в естественных местах обитания в окрестностях Ашхабада, имеют одинаковую устойчивость функций движения протоплазмы и способности к плазмолизу.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, 1. — Александров В. Я. (1969). Молекулярные аспекты генотипического приспособления организмов к температуре среды. Усп. совр. биол., 63, 3. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Введенский А. И. (1935). Род *Allium*. Флора СССР, 4. — Даева О. В. (1959). Биоморфологические типы лука Средней Азии. Бюлл. Гл. бот. сада, 33. — Даева О. В. (1963). Биологические особенности развития среднеазиатских видов лука в Главном ботаническом саду. Тр. Гл. бот. сада, 9. — Фельдман Н. Л. (1964). Теплоустойчивость клеток листьев весенних эфемероидов с разными сроками вегетации. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л. — Фельдман Н. Л., И. Г. Завадская, М. И. Лютова. (1963). Исследование температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте. Цитология, 5, 2. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева. (1971). Теплоустойчивость клеток и внутриклеточных белков весеннего и летнего белоцветников. Цитология, 13, 4. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Л. — Bernhard R. A. (1970). Chemotaxonomy: distribution studies of sulphur compounds in *Allium*. Phytochemistry, 9, 9. — Pisek A., W. Larcher, J. Pak, R. Unterholzner. (1968). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. II. Temperaturmaximum der Netto-Photosynthese und Hitzeresistenz der Blätter. Flora (Jena), Abt. B, 158, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 4 IV 1974.

УДК 582.251.4 (282.247.41) : 621.385.833

И. М. Балонов, Г. В. Кузьмин

ВИДЫ РОДА *SYNURA* EHR. (*CHRYSOPHYTA*) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА

I. M. BALONOV, G. V. KUZMIN. SPECIES OF THE GENUS *SYNURA* EHR. (*CHRYSOPHYTA*) IN WATER RESERVOIRS OF THE VOLGA CASCADE

С помощью электронного микроскопа в планктоне водоемов бассейна р. Волги выявлено 13 видов и внутривидовых таксонов рода *Synura*, из которых 1 форма является новой для науки, а 1 вид и 4 формы новыми для СССР. Применение электронного микроскопа позволило авторам существенно уточнить и дополнить диагнозы видов и видовой состав этого рода.

Род *Synura* Ehr. во флоре Советского Союза представлен 9 таксонами (8 видов и 1 разновидность), причем большинство их обнаружено в водоемах Харьковской области и в Карелии (Матвієнко, 1965; Голлербах и Красавина, 1971). Для р. Волги и водоемов ее бассейна до настоящего времени был известен только 1 вид — *S. uvella* Ehr. Применение электронной микроскопии позволило нам выявить в планктоне водохранилищ Волжского каскада 13 видов и внутривидовых таксонов этого рода, из которых 1 вид и 4 формы являются новыми для СССР и 1 форма — новая для науки.

Пробы фитопланктона отбирались батометром с нескольких горизонтов от поверхности дна и смешивались. Концентрирование материала проводилось с помощью фильтрации через мембранные фильтры с диаметром пор 1—2 мкм. Пробы консервировались кислым иодно-формалиновым фиксатором (Кузьмин, 1971). В стационарных условиях из проб

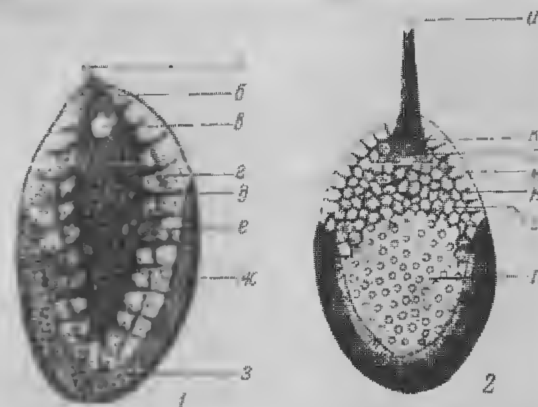


Схема морфологических деталей чешуек *Synura petersenii* (*1*) и *S. spinosa* (*2*).

а — апикальный конец чешуйки, *б* — фронтальный край, *в* — пора, *г* — медиальный гребень, *д* — поперечные ребра, *е* — продольные ребра, *ж* — перфорация, *з* — базальный загнутый край, *и* — зубцы шипа, *к* — место поры шипа, *л* — основание шипа, *м* — апикальная кромка, *н* — радиальные ребра, *о* — область сотообразной структуры, *п* — базальная пластинка.

с помощью микропипетки отлавливались колонии *Synura*, отмывались от фиксатора и помещались в центрифужные пробирки с дистиллированной водой. Через сутки проба центрифугировалась, вода декантировалась и осадок заливался бидистиллятом. После 10-минутного кипячения на водяной бане и последующего 10-минутного центрифугирования при 2000 об./мин. почти вся вода отсасывалась сифоном. Осадок, содержащий, как правило, большое количество отделившихся от оболочки клеток неповрежденных чешуек панциря, наносился на сетки для электронного микроскопирования.

Современная систематика рода *Synura* базируется исключительно на морфологии чешуек как наиболее стабильном признаке (Manton, 1955; Petersen a. Hansen, 1956, 1958; Harris a. Bradley, 1956a, б, 1958; Fott a. Ludvik, 1957, 1961; Fott, 1959; Takahashi, 1959, 1960, 1967; Kristiansen, 1963, 1969; Peterfi, 1965; Bradley, 1966; Asmund, 1968). Однако в названиях различных морфологических частей встречается много синонимов и омонимов, поэтому мы считаем целесообразным привести рисунок чешуек двух видов — *S. petersenii* и *S. spinosa*, — содержащих все основные морфологические детали и их русифицированные названия (см. рисунок, *1*, *2*).

Петерсен и Хенсен (Petersen a. Hansen, 1956), основываясь на морфологическом строении чешуек панциря, выделили в роде *Synura* 2 секции: *Peterseniianae* и *Spinosae* (в транскрипции авторов). В 1956 г. Скуей (Skuja, 1956) был описан новый вид этого рода — *S. lapponica*, чешуйки которого не имеют аналогов среди известных видов.

Руководствуясь «Кодексом международной ботанической номенклатуры» о соблюдении типификационной тавтонимии при выделении секций и правилами употребления эпитетов (ст. 21, 22, 46), мы выделяем в роде *Synura* Ehr. 3 секции: I. *Synura* с типом *Synura uvella* Ehr., II. *Petersenia* с типом *Synura petersenii* Korsch. и III. *Lapponica* с типом *Synura lapponica* Skuja.

При распределении секций внутри рода и видов внутри секций мы исходили из того, что прогрессирующим признаком в филогении планктонных видов является облегченность панциря, что уменьшает удельный вес клетки и колонии в целом.

Sectio I. *Synura*

Syn.: Sectio *Spinosae* Petersen et Hansen. 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 6.

Squamae periplasti anteriores spina inani plus minusve evoluta instructae, posteriores spina destitutae. Crista medialis nulla.

Typus sectionis: *Synura uvella* Ehr.

Передние чешуйки панциря имеют более или менее развитый полый шип, задние чешуйки без шипа. Медиальный гребень отсутствует.

Тип секции: *Synura uvella* Ehr.

1. *Synura uvella* Ehr. emend. Korsch., Ehrenberg, 1838. Die Infusionstiere als vollkommene Organismen, Leipzig. — Stein, 1878. Der Organismus der Infusionstiere, III, tab. 13, fig. 24. — Korschikov, 1929. Arch. Protistenk. 67, 2 (3) : 279—283, tab. 11, fig. 31—37. — Petersen a. Hansen, 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 13, fig. 6; tab. II. fig. a. b; tab. VI.

Syn.: *Synura reticulata* Lemmermann, 1904. Arkiv f. Bot., II : 119. — *Synura verrucosa* Pascher, 1913. Süsswasser-flora, 2 : 51, fig. 78 b, c.

Чешуйки очень грубые, поэтому основную морфологическую структуру удается рассмотреть и в световой микроскоп. По данным электронной микроскопии, передние чешуйки панциря широкоэллиптические, 4.3—4.5×4.6—5.0 мкм. Шип на широком основании 0.9—1.6 мкм, быстро сбежистый, тупой. На вершине несет 3—5 мелких зубцов. Длина шипа достигает 2.2 мкм, по Петерсену и Хенсену (Petersen a. Hansen, 1956) до 3 мкм. Сотообразная ячейка затянута тонкой мембраной с одним пороидом в центре, диаметром 0.10—0.15 мкм. Базальная пластинка грубо перфорирована, отверстия 0.05—0.08 мкм в диаметре, по 6—8 на 1 мкм. Задние чешуйки панциря без шипа, эллипсовидные, 3.2—4.5×5.6—6.0 мкм. Радиальные ребра, идущие от периферии к базальной пластинке, на всех чешуйках хорошо развиты. Длина их у верхних чешуек 0.8—0.6 мкм, у чешуек стебля 0.3—0.6 мкм (табл. I, *1*—*3*).

Местообитание: болота, пруды, озера, реки, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ, в притоках Волги рр. Керженец и Сундовик. Весной и осенью — редко, летом — единично.

Распространение: по литературным данным, это самый распространенный вид, встречающийся в разных климатических зонах мира. О действительном распространении вида судить очень трудно, так как, очевидно, многие авторы отождествляют его с другими видами. По нашим данным, в водоемах бассейна Волги этот вид встречается редко.

2. *Synura spinosa* Korsch., 1929. Arch. Protistenk., 67, 2 (3) : 281, tab. 11, fig. 38—41. — Petersen a. Hansen, 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 20, fig. 9; tab. II, fig. c, d; tab. V, VI.

Передние чешуйки панциря эллипсовидные, с хорошо выраженным фронтальным краем и развитым шипом. Чешуйки 3.7—5.2 мкм дл. и 2.2—3.8 мкм шир., шип 2.8—5.0 мкм дл., 0.5—0.7 мкм в основании. Область сотообразной структуры четко выражена, диаметр полигональных пор 0.2 мкм. Поры покрыты тонкой мембраной с пороидом 0.01 мкм в центре. Базальная пластинка с грубой перфорацией, по 5 пор на 1 мкм, диаметром 0.1 мкм. Задние чешуйки панциря обратнояйцевидные, дл. 3.4—5.4, шир. 1.3—2.2 мкм, гладкие. Перфорированность наблюдается обычно лишь в расширенной части чешуйки.

Петерсен и Хенсен (1956), основываясь на электронно-микроскопическом изучении ретикулярного рисунка чешуйки, строении и длине шипа, выделяют 5 форм. Нами найдены 2.

F. *spinosa*.

Шип дл. 2.8—3.5 мкм, заканчивается 2—3 зубчиками. Область сотообразной структуры на передних чешуйках панциря занимает не более $^1/_3$ длины (табл. I, *4*, *5*, *6*).

Местообитание: пруды, болота, озера, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Шекснинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ и в притоках Волги: рр. Ока, Керженец и Сундовик. Весной и осенью — довольно часто, летом — редко.

Распространение: СССР,[1] Чехословакия (Fott a. Ludvik, 1957, 1961), Румыния (Peterfi, 1965), Исландия (Bradley, 1964), Шотландия (Bradley, 1966), Швеция (Kristiansen, 1969), Франция (Bourrelly, 1968), Дания (Petersen a. Hansen, 1956), Англия (Harris a. Bradley, 1956a), Аляска (Asmund, 1959, 1968), Япония (Takahashi, 1959, 1967).

F. *longispina* Petersen a. Hansen, 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selks. 23, 2 : 19—24, fig. 10; tab. III, fig. c, d.

Шип 3.5—5.0 мкм дл. и 0.5 мкм шир., тупо закругленный, без зубцов. Полое тело шипа с очень тонкими стенками (0.03 мкм), легко спадающимися при электронной микроскопии (табл. II, *7*, *8*).

Местообитание: в прудах и водохранилищах.

Местонахождение: в планктоне Моложского плеса Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Распространение: Дания (Petersen a. Hansen, 1956).

Для СССР приводится впервые.

3. *Synura echinulata* Korsch., 1929. Arch. Protistenk., 67, 2 (3) : 282, tab. 11, fig. 42—53. — Petersen a. Hansen, 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 23, 2 : 16, fig. 7, 8; tab. I, fig. g, h.

Передние чешуйки панциря эллипсовидные или широкоовальные, 2.5—3.6 мкм дл. и 1.6—3.0 мкм шир. Фронтальный край хорошо выражен, с радиальными ребрами (5 в 1 мкм) и одним рядом довольно крупных пор между ними. Область сотообразной структуры отсутствует. На ее месте развивается область червеобразно извитых гребней или (у некоторых форм) они объединяются в одно ребро, четко отграничивающее фронтальный край. Базальная пластина с круглыми перфорациями в тангентально пересекающихся рядах. Шип толстый, почти цилиндрический, на апикальном конце резко сбежистый, относительно короткий (дл. 1.0—2.5 мкм), острый или тупо закругленный, с зубцами. В основании его крупная пора до 0.25 мкм в диаметре. Стенки шипа с мелкими отверстиями.

F. *echinulata*.

Передние чешуйки панциря эллипсовидные или овальные (дл. 3.0—3.4 мкм, шир. 2.3—2.6 мкм), с хорошо выраженной областью червеобразно извитых гребней, 0.03—0.04 мкм толщ. и 0.25—0.5 мкм дл. Шип острый, 1.0—2.0 мкм дл. и 0.4—0.6 мкм толщ., в основании с порой диаметром 0.20—0.25 мкм. Базальная пластинка мелко перфорирована, поры 0.05 мкм диаметром по 8 на 1 мкм (табл. II, *9*).

Местообитание: болота, старицы, озера, реки, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Весной — редко.

Распространение: СССР, Чехословакия (Fott a. Ludvik, 1957, 1961), Румыния (Peterfi, 1965), Дания (Petersen a. Hansen, 1956, 1958), Швеция (Kristiansen, 1969), Исландия (Bradley, 1964), Шотландия (Bradley, 1966), Франция (Bourrelly, 1968), Англия (Harris a. Bradley, 1956a, б, 1958), Аляска (Asmund, 1959, 1968), Япония (Takahashi, 1959, 1967, 1972).

[1] Распространение в СССР приведено в работе М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1971).



Таблица I

1—3 — *Synura uvella* Ehr., *4—6* — *S. spinosa* Korsch. f. *spinosa*; *1—6* — ×4000.

F. *leptorrhabda* Asmund. 1968. Hydrobiologia, 31, 3—4. 510—512, fig. 12, 13.

Передние чешуйки панциря широкоовальные, дл. 2.5—3.0 мкм, шир. 1.6—2.0 мкм. Область червеобразных гребней едва намечается, чаще они слиты в один гребень, резко отделяющий фронтальный край чешуйки. Перфорированность базальной пластинки, как у f. *echinulata*.

Шип острый, 1.3—2.5 мкм дл. и 0.5 мкм шир., в основании с порой диаметром 0.17—0.21 мкм (табл. II, *10*).

Местообитание: пруды, озера и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Моложского плеса Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Распространение: Аляска (Asmund, 1968). Для СССР приводится впервые.

F. multidentata Balonov et Kuzmin f. nov.

Squamae periplasti anteriores ovales, 3.2—3.6 μ longae, 2.2—3 μ latae, margine frontali a parte basali crista alta sejuncto. Spina cylindrica ad 2.3 μ longae, in squamis stipitis sensim abbreviata, basi 0.33—0.50 μ in diam., apice obtuse truncata, tri-quadridenticulata, poro basali 0.20 μ in diam. Margo frontalis poris uniseriatis et costis irregulariter radiatis notatus. Pars basalis perforationibus minutis (0.03 μ) ac magnis (0.05—0.06 μ) 6—9 pro 1 μ irregulariter pertusa. (Tab. II, fig. *11*, *12*, *13*).

Передние чешуйки панциря овальные, 3.2—3.6 мкм дл. и 2.2—3.0 мкм шир. Фронтальный край чешуйки отделен от базальной пластинки высоким гребнем. Шип цилиндрический, до 2.3 мкм дл., постепенно укорачивающийся на задних чешуйках. Диаметр шипа в основании 0.33—0.50 мкм, конец его тупо обрублен, с 3—4 зубцами. Пора в основании шипа 0.20 мкм диам. Фронтальный край с одним рядом пор и неправильно расположенными радиальными ребрами. Базальная пластинка покрыта мелкими (0.03 мкм) и крупными (0.05—0.06 мкм) беспорядочно расположенными перфорациями, 6—9 в 1 мкм (табл. II, *11*, *12*, *13*).

Тип. СССР: РСФСР, Рыбинское водохранилище, Моложский плес, 11 V 1968, $t°$ C 12.4; pH 7.3; Волжский плес, 3 V 1971, $t°$ C 9.8; pH 7.3. И. М. Балонов: хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (пос. Борок, Ярославской обл.).

4. *Synura sphagnicola* (Korsch.) Korsch., 1929, Arch. Protistenk., 67, 2 (3): 287; Fott et Ludvik, 1957, Preslia, 29: 9, tab. IV.

Syn.: *Skadovskiella sphagnicola* Korsch., 1927. Arch. Protistenk., 58: 450, tab. 7.

Передние чешуйки панциря овальные, 2.7—4.0 мкм дл. и 1.9—3.6 мкм шир. Фронтальный край отсутствует. По апикальному концу чешуйки проходит небольшое гребневидное утолщение, которое постепенно переходит в базальный загнутый край. Шип цилиндрический, 2.2—4.0 мкм дл. и 0.2—0.3 мкм диам., прикреплен к внутренней части гребневидного утолщения. Апикальный конец шипа с 2—3 мелкими зубцами.

Тело чешуйки с крупными (0.06 мкм) порами, расположенными пересекающимися рядами, по 7—8 в 1 мкм (табл. III, *14*, *15*).

Местообитание: в сфагновых болотах среди мха, в прудах и водохранилищах.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Весной — единично.

Распространение: СССР, Чехословакия (Fott a. Ludvik, 1957, 1961), Румыния (Peterfi, 1965), Шотландия (Bradley, 1966), Дания (Petersen a. Hansen, 1958), Швеция (Kristiansen, 1969), Аляска (Asmund, 1968), Япония (Takahashi, 1959, 1967).

5. *Synura splendida* Korsch., 1941. Arch. Protistenk., 95, 1 : 2, 7, fig. 5.

Из-за редкой встречаемости в водоемах бассейна Волги, вид исследован нами только в оптическом микроскопе.

По данным Кристиансена (Kristiansen, 1963) и Петерфи (Peterfi, 1965), изучившими этот вид в электронном микроскопе, морфология чешуек очень простая. Передние чешуйки панциря почти круглые, размером

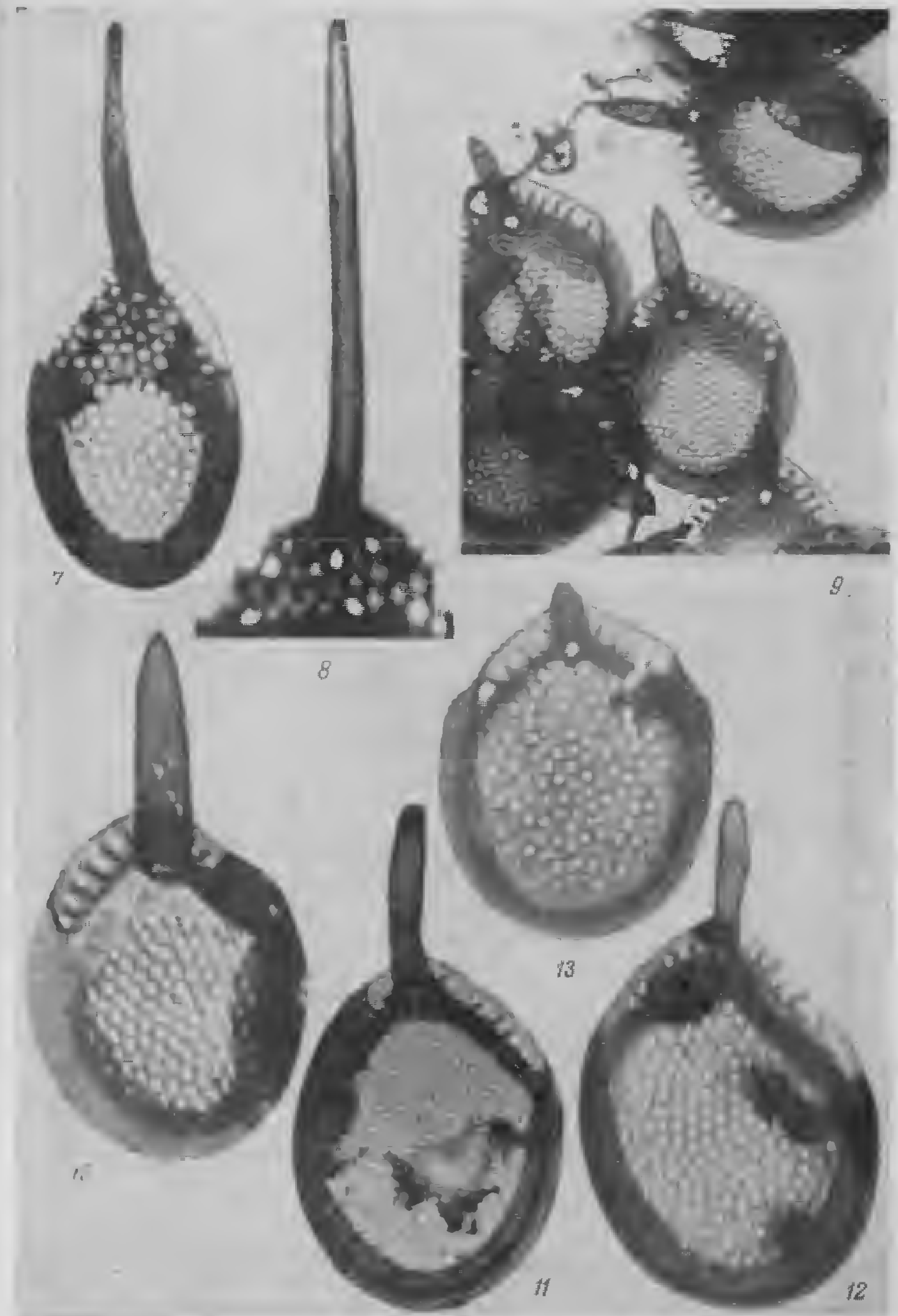


Таблица II

7—8 — *Synura spinosa* f. *longispina* Petersen et Hansen, *9* — *S. echinulata* Korsch. f. *echinulata*, *10* — *S. echinulata* f. *leptorrhabda* Asmund, *11—13* — *S. echinulata* f. *multidentata* Balonov et Kuzmin f. nov.; *7*, *9—13* — ×4000, *8* — ×5500.

6.2—7.0×6.2—6.8 мкм. Шип цилиндрический, длинный (7—11 мкм) и тонкий (0.30—0.60 мкм). Тело чешуйки очень мелко перфорировано. Край чешуйки с невысоким валикообразным утолщением. Задние чешуйки панциря круглые, без шипа (табл. III, *16*).

Местообитание: сфагновые болота, пруды, озера, бассейны с талой водой, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Весной — единично.

Распространение: СССР, Дания (Kristiansen, 1963), Румыния (Peterfi, 1965).

Sectio II. *Petersenia* Petersen et Hansen ex Balonov et Kuzmin

Petersen a. Hansen, 1956. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2 : 6.

Omnes squamae periplasti crista inani mediali insructae. Spina nulla. Apex cristae medialis extra marginet squamae interdum prominens, spinam in mentem revocans.

Typus sectionis: *Synura petersenii* Korsch.

Все чешуйки панциря с полым медиальным гребнем. Шип отсутствует. Иногда апикальный конец медиального гребня выступает за край чешуйки, имитируя шип.

Тип секции: *Synura petersenii* Korsch.

6. *Synura petersenii* Korsch., 1929. Arch. Protistenk. 67, 2(3) : 283, tab. 11, fig. 54—58.

Syn.: *Synura caroliniana* Whitford, 1943. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 59 : 159, fig. 6, 7. — *Synura caroliniana* Whitf. in Manton, 1955. Proceed. Leeds. philosoph. soc. 4, 5 : 311, tab. V.

Чешуйки от узкоэллиптических до почти круглых, 1.9—2.7×3.5—6.5 мкм. Шипы отсутствуют. Вдоль чешуйки проходит полый гребень, апикальный заостренный или тупой конец которого может выступать за фронтальный край чешуйки, имитируя шип. В передней части медиального гребня находится крупная пора. Базальный конец чешуйки подковообразно загнут и нависает над телом чешуйки. Передние и задние чешуйки, покрывающие клетку, несут поперечные ребра, отходящие от медиального гребня, а срединные, помимо поперечных, имеют еще и продольные ребра. Тело чешуйки мелко перфорировано (поры 0.03 мкм диаметром, по 12 в 1 мкм).

Var. *petersenii*.

Чешуйки от эллиптических до узкоовальных, 1.9—2.7×4.3—6.5 мкм. Медиальный гребень не широкий, выступающий за край чешуйки. Рисунок поперечных ребер четкий.

F. *petersenii*.

Типовая форма в электронном микроскопе впервые была исследована Петерсеном и Хенсеном (1958).

Медиальный гребень заканчивается острием. Срединные чешуйки клетки наряду с поперечными ребрами несут и продольные (табл. III, *17*, *18*, *19*).

Местообитание: болота, пруды, озера, реки и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Шекснинского, Горьковского, Камского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, а также в притоках Волги: рр. Ока, Керженец и Еруслан. Весной — часто, летом и осенью — редко.

Распространение: СССР, Чехословакия (Fott a. Ludvik, 1957, 1961), Румыния (Peterfi, 1965), Исландия (Bradley, 1964), Шотландия (Bradley, 1966), Дания (Petersen a. Hansen, 1956), Франция (Bourrelly, 1968), Англия (Harris a. Bradley, 1956a), Аляска (Asmund, 1968), Япония (Takahashi, 1959, 1960, 1967).

F. *praefracta* Asmund, 1968. Hydrobiol. 31, 3—4 : 501, fig. 2.

Отличается от f. *petersenii* сильно поднятым над телом чешуйки медиальным гребнем, конец которого тупо заострен и несет несколько очень мелких зубцов. Базальная часть чешуйки с радиальными ребрами (табл. III, *20*).

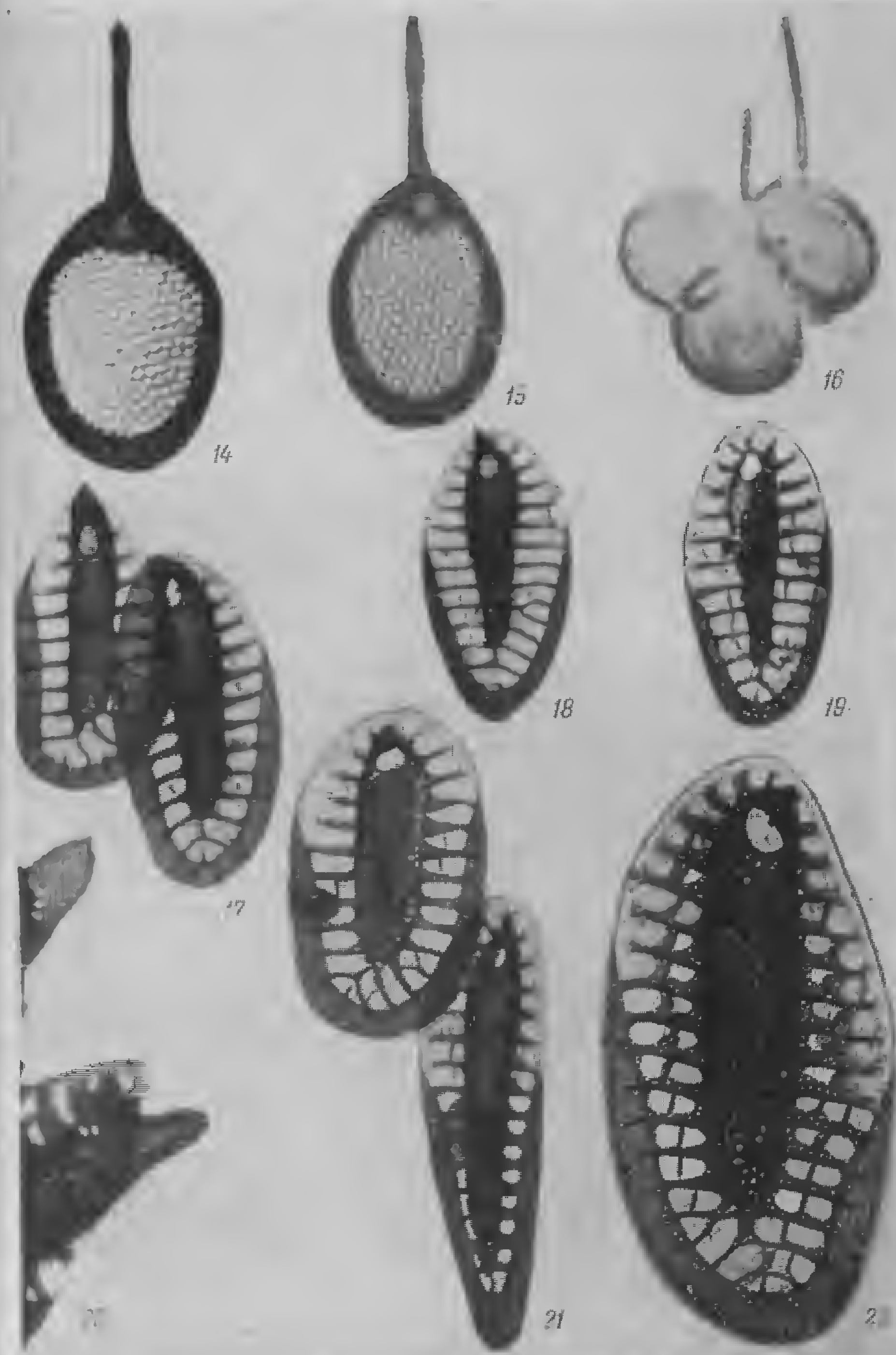


Таблица III

14—15 — *Synura sphagnicola* (Korsch.) Korsch., *16* — *S. splendida* Korsch., *17—19* — *S. petersenii* Korsch. var. *petersenii* f. *petersenii*, *20* — *S. petersenii* var. *petersenii* f. *praefracta* Asmund, *21—22* — *S. petersenii* var. *petersenii* f. *kufferathii* Petersen et Hansen; *14*, *15*, *17—21* — ×4000. *22* — ×12 500, *16* — световая микроскопия, ×1000.

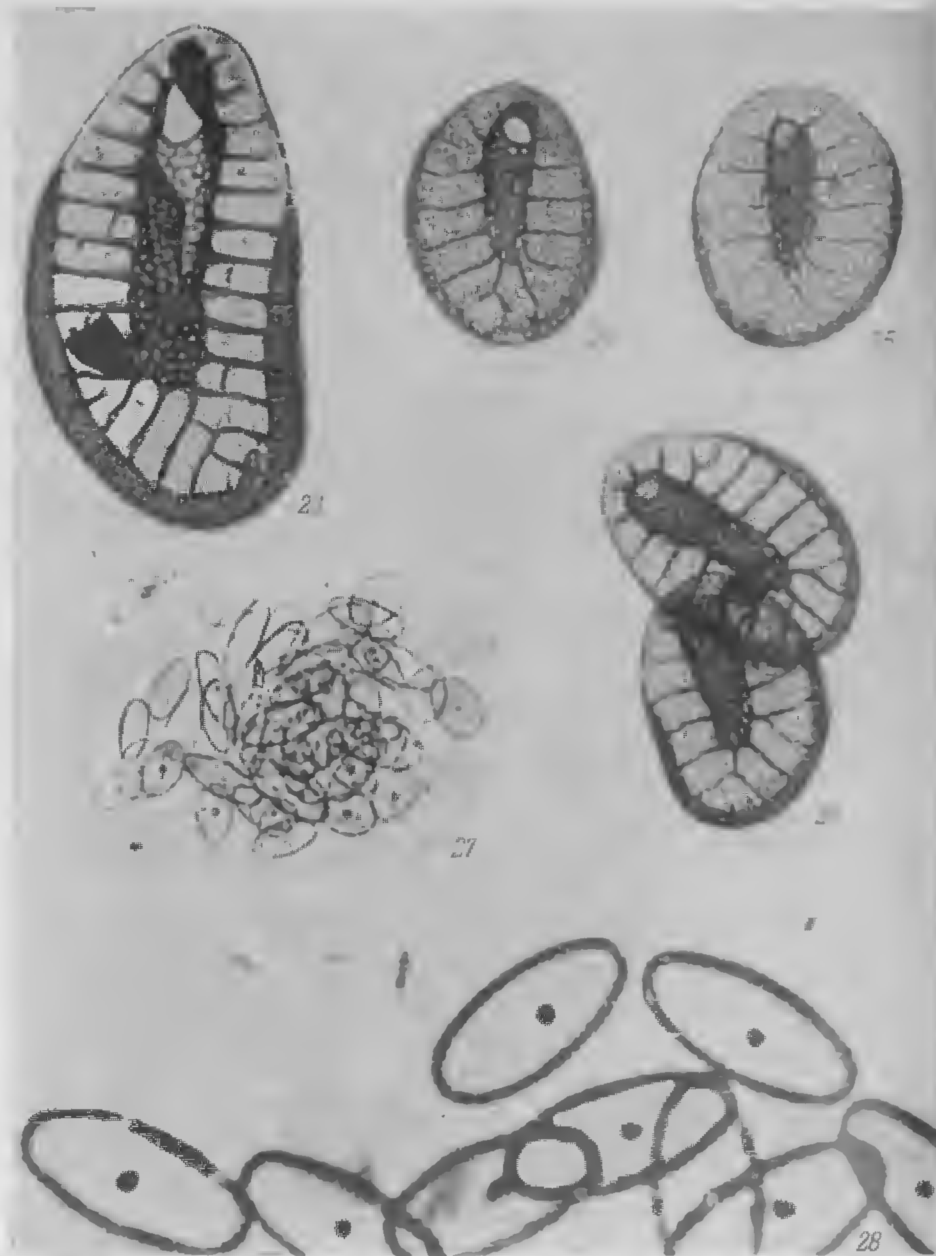


Таблица IV

23 — *Synura petersenii* var. *petersenii* f. *kufferathii* Petersen et Hansen, *24—26* — *S. petersenii* var. *glabra* (Korsch.) Huber-Pest., *27—28* — *S. lapponica* Skuja; *23* — ×12 500, *24—26* — ×4000, *27* — световая микроскопия, ×500, *28* — световая микроскопия, ×1240.

Местообитание: лужи, пруды, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Моложского плеса Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Распространение: Аляска (Asmund, 1968). Для СССР приводится впервые.

F. *kufferathii* Petersen et Hansen, 1958. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk. 23, 7 : 8, tab. V.

Отличается от других форм этого варьетета более коротким телом медиального гребня, более грубой структурой поперечных ребер и наличием сети радиальных ребер в базальной части чешуйки (табл. III, *21*, *22*; IV, *23*).

Местообитание: лужи, пруды, озера, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Распространение: Дания (Petersen a. Hansen, 1958), Аляска (Asmund, 1968). Для СССР приводится впервые.

Var. *glabra* (Korsch.) Huber.-Pest., 1941. Das Phytoplankton des Süsswassers, XVI, 2(1) : 144, abb. 199.

Syn.: *Synura glabra* Korsch., 1929. Arch. Protistenk. 67, 2(3) : 285, tab. 11, fig. 59—65.

Отличается от var. *petersenii* более широким и коротким, не выступающим за край медиальным гребнем и отсутствием продольных ребер на всех чешуйках, покрывающих клетку. Рисунок поперечных ребер более нежный, перфорированность несколько грубее (поры 0.025—0.035 мкм в диам., до 14 в 1 мкм) (табл. IV, *24*, *25*, *26*).

Местообитание: болота, пруды, озера, реки, старицы и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ и в р. Керженец. Летом — единично.

Распространение: СССР, Чехословакия (Fott a. Ludvik, 1957), Румыния (Peterfi, 1965), Франция (Bourrelly, 1968), Япония (Takahashi, 1967).

Sectio III. **Lapponica** Balonov et Kuzmin sect. nov.

Omnes squamae periplasti crista mediali ac spina destitutae, corpere plano, minute areolato, elevatine crateriformi centro praoditae.

Typus sectionis: *Synura lapponica* Skuja.

Все чешуйки панциря лишены шипа и медиального гребня. Тело чешуйки плоское, мелко ареолированное, с небольшим кратерообразным возвышением в центре.

Тип секции: *Synura lapponica* Skuja.

7. *Synura lapponica* Skuja, 1956. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, IV, 16, 3 : 275, tab. 47, fig. 10—14; tab. 48, fig. 1, 2.

Вид найден в одной пробе и исследован только в оптическом микроскопе. Описание вида дается по Петерсену и Хенсену (1958).

Передние чешуйки панциря эллиптические, 6.1—10.5 мкм дл. и 3.2—5.2 мкм шир. Периферическая часть чешуйки по всей окружности узко загнута и нависает над плоскостью тела. Чешуйки плоские, с многочисленными мелкими отверстиями (0.03 мкм в диам., 16 в 1 мкм) и кратерообразным возвышением (0.4—0.5 мкм в диам.) в центре (табл. IV, *27*, *28*).

Местообитание: озера, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Моложского плеса Рыбинского водохранилища. Весной.

Распространение: Шведская Лапландия (Skuja, 1956). Для СССР приводится впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М. и Л. К. Красавина. (1971). Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. — (Коршиков А. А.) **Korschikov A. A.** (1927). *Skadovskiella sphagnicola* a new

colonial chrysomonad. Arch. Protistenk., 58. — (Коршиков А. А.) Korschikov A. A. (1929). Studies on the chrysomonads. I. Arch. Protistenk., 67, 2 (3). — (Коршиков А. А.) Korschikov A. A. (1941). On some new or little known flagellates. Arch. Protistenk., 95, 1. — Кузьмин Г. В. (1971). Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. Дисс., БИН, Л. — Матвієнко О. М. (1965). Золотисті водорості — *Chrysophyta*. Визначник прісноводних водоростей Української РСР, III, 1. — Asmund B. (1959). Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their occurence in some Danish ponds and lakes. III. Dansk bot. Ark., 18, 3. — Asmund B. (1968). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. VI. Occurence of *Synura* species. Hydrobiologia, 31, 3—4. — Bourrelly P. (1968). Les algues d'eau douce, II. — Bradley D. E. (1964). A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. J. Gen. Microbiol., 37, 3. — Bradley D. E. (1966). Observations on some chrysomonads from Scotland. J. Protozool., 13, 1. — Ehrenberg C. (1838). Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. — Fott B. (1959). Algenkunde. — Fott B. a. J. Ludvik. (1957). Die submikroskopische Struktur der Kieselschuppen bei *Synura* und ihre Bedeutung für die Taxonomie der Gattung. Preslia, 29. — Fott B. a. J. Ludvik. (1961). Submicroscopical structure of silica-scales in chrysomonads and its use in taxonomy. Progress in Protozoology. — Harris K. a. D. E. Bradley. (1956a). Elektron microscopy of *Synura* scales. Discovery, 2, 6. — Harris K. a. D. E. Bradley. (1956б). Potentialities of the carbon replica technique in the examination of the scales of *Synura* and *Mallomonas* under the electron microscope. Research Correspondence, 9. — Harris K. a. D. E. Bradley. (1958). Some unusual *Chrysophyceae* studied in elektron microscope. J. Gen. Microbiol., 18. 1. — Huber-Pestolozzi G. (1941). Das Phytoplankton des Süsswassers. Binnengewässer, XVI. 2 (1). — Kristiansen J. (1963). Observations on the structure and ecology of *Synura splendida*. Bot. Tidsskr., 58, 4. — Kristiansen J. (1969). *Chrysosphaerella multispina* Bradley and some other remarkable *Chrysophyceae* from lake Straken, Aneboda, Sweden. Österr. Bot. Z., 116. — Lemmermann E. (1904). Das Plankton schwedischer Gewässer. Ark. Bot., II, 2. — Manton I. (1955). Observations with the electron microscope on *Synura caroliniana* Whitford. Proceed. leeds philosoph. soc. (sci. sect.), 4, 5. — Pascher A. (1913). Die Süsswasser-flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. II, 2. — Peterfi L. S. (1965). Observations on *Synura* Ehrenb. in Rumania with special attention to *Synura splendida* Korschik. Revue algologique, VIII, 1. — Petersen J. B. a. J. B. Hansen. (1956). On the scales of some *Synura* species. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 2. — Petersen J. B. a. J. B. Hansen. (1958). On the scales of some *Synura* species II. Biol. Medd. Dan. Vid. Selsk., 23, 7. — Skuja H. (1956). Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsalienses, IV, 16, 3. — Stein F. (1878). Der Organismus der Infusionstiere, III. — Takahashi E. (1959). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by elektron microscope. I. Bull. Jamata Univ., 3, 1. — Takahashi E. (1960). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. II. Bull. Jamata Univ., 3, 2. — Takahashi E. (1967). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. VI. Morphological and ecological observations on genus *Synura* in ponds and lakes in Jamata Prefecture. Bull. Jamata Univ., 5, 2. — Takahashi E. (1972). Studies on genera *Mallomonas* and *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope (VIII). On three new species of *Chrysophyceae*. Bot. Mag. Tokyo, 85. — Whitford L. A. (1943). The fresh-water algae of North-Carolina. J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 59.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР,
п/о Борок
Ярославская область.

Получено 3 VII 1973.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.47 : 582.736 (477)

Н. М. Дудик. Визначник інтродукованих species бобоцвітих України за плодами та насінням. Відповідальний редактор Е. М. Кондратюк. Київ, Видавництво «Наукова думка», 1973. 163 стр. Тираж 800 экз. Цена 94 коп. (**Н. М. Дудик.** Определитель интродуцированных бобоцветных Украины по плодам и семенам, 1973)

I. V. GRUSHVITSKY, G. P. YAKOVLEV. *N. M. DUDIK.* HAND-BOOK OF FRUIT AND SEEDS OF THE INTRODUCED LEGUMES OF THE UKRAINE, 1973

Новая книга Нины Михайловны Дудик является «Определителем». Структура книги и особенности подачи материала вполне соответствуют ее прямому назначению и названию.

После краткого «Предисловия», в котором изложены некоторые данные, касающиеся подбора материала, терминологии и методики определения, следует основная часть книги — собственно определитель. Он выполнен в виде серии дихотомических ключей, позволяющих определить по плодам и семенам семейства, роды и виды ряда представителей интродуцированных на Украине бобоцветных. Здесь же даны довольно подробные описания плодов и семян отдельных видов, а также их обобщенные характеристики для родов (если культивируется не один вид), семейств и всего порядка. Описание каждого вида сопровождается соответствующими рисунками, на которых изображены внешний вид плода, семени (спереди и сбоку), а также внутренняя структура семени на поперечном и продольном срезах.

Книга снабжена указателем латинских и украинских названий растений и кратко аннотированным списком используемых терминов.

Язык книги вполне соответствует основному ее назначению — быть конкретным пособием при определении плодов и семян интродуцированных бобоцветных. В целом изложение и построение книги отличаются достаточной четкостью и простотой. Можно высказать лишь пожелание, чтобы в будущем книга была переведена на русский язык. Это, несомненно, облегчит пользование ею специалистам и практикам из сопредельных республик. Последнее обстоятельство особенно важно, так как многие виды, упомянутые в «Определителе», культивируются не только на Украине, но также в Молдавии, Белоруссии и РСФСР.

Общеизвестна особая значимость правильного отбора объектов, включаемых в «Определитель». Особенно важно точное соответствие названия такой книги и ее содержания. В этом смысле рецензенты склонны предъявить Н. М. Дудик некоторые претензии.

Очевидно, «Определитель», если это специально не оговорено в названии, должен охватывать все или почти все объекты, определению которых он посвящен. В книге Дудик приводится 99 видов, культивируемых на Украине бобоцветных, что отнюдь не исчерпывает списка интродуцентов этого порядка. Сравнение перечня видов, вошедших в «Определитель», с соответствующим перечнем из сводки «Деревья и кустарники СССР» (Соколов, 1958; заметим, что ссылка на эту книгу в рецензируемой работе была бы очень желательна) показало известные расхождения. В частности, в «Определитель» не вошли *Gleditsia* (а не *Gleditschia*) *macrantha* Desf. и *G. aquatica* Marsh., несколько видов рода *Cassia* и виды *Ceratonia*, *Gymnocladus chinensis* Baill., *Anagyris foetida* L., *Genista sagittalis* L., *Cytisus purpureus* Scop. и т. д.

Подобные расхождения связаны, как кажется, с не вполне строгим подбором объектов для «Определителя», что отчасти отразилось и в несколько обобщенных указаниях типа «изредка культивируется в ботанических садах и парках». Иначе говоря, книга Дудик является не «Определителем» вообще, а «Определителем основных

интродуцируемых бобоцветных». Подобную оговорку, по нашему мнению, следовало сделать если не в заглавии книги, то во всяком случае в ее предисловии.

Представляется желательным в дальнейшем дополнить изданную работу. Это позволит в известной степени завершить на современном этапе инвентаризацию бобоцветных Украины, поскольку уже существует выпущенный ранее Н. М. Дудик совместно с А. Н. Кондратюком «Атлас плодов и семян бобовых природной флоры УССР» (1970).

Систематическая часть «Определителя» не вызывает особых возражений. Более того, авторы рецензии признательны Н. М. Дудик за напоминание о том, что порядок *Fabales* Nakai по-русски должен называться порядком бобоцветных, а не бобовых; бобовые же это семейство *Fabaceae* (=*Papilionaceae* — мотыльковые).

Весьма ценно, что автор «Определителя» почти для каждой группы объектов (родовые и видовые ключи) дает два параллельных ключа — по плодам и семенам. Это несомненно, облегчает пользование пособием и увеличивает возможности самоконтроля.

В противоположность ключам, написанным сжато и с четким выделением основных диагностических особенностей, описания конкретных объектов — плодов и семян — довольно подробны. Обобщенные характеристики этих органов для семейств и порядка может быть даже излишне подробны. По мнению рецензентов, в них следовало бы включить лишь основные морфологические показатели, общие для плодов и семян каждой группы. Это повысило бы теоретическую значимость работы.

При написании «Определителей», как правило, не касаются теоретических вопросов. Поэтому мы не вправе здесь предъявлять автору серьезных претензий. Однако нам кажется, что было бы весьма полезно, учитывая небольшое число отечественных публикаций этого рода, расширить комментарии к принятой терминологии, показав дискуссионность некоторых понятий и терминов, а также привести их эквиваленты в зарубежных работах.

При подробном анализе объектов, упоминаемых в «Определителе», недоразумением представляется непостижимое исчезновение всяких упоминаний об эндосперме. Дело в том, что, несмотря на «хрестоматийное» мнение об отсутствии или крайне скудном развитии эндосперма в семенах бобоцветных, он все же отмечен у многих цезальпиниевых, части мимозовых и мотыльковых (бобовых).

По данным Копушиана и Айсли (Kopooshian, Isely, 1968), исследовавших семена 213 видов из 111 родов пор. *Fabales*, эндосперм имеется у всех трех семейств и только у *Vicieae* и *Phasaeoleae* в зрелых семенах он почти отсутствует. Значительное развитие эндосперма в семенах так называемого «кентуккийского кофейного дерева» — *Gymnocladus dioica* (L.) C. Koch — позволило рекомендовать их для американских школ как пример семян с эндоспермом взамен классического объекта практических занятий — семян клещевины, представляющих известную опасность из-за их выраженного физиологического действия (Pohl, 1955).

Н. М. Дудик ничего не пишет об эндосперме в своей книге, но на многих рисунках (рис. 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14 и т. д. — на изображениях срезов семени) эндосперм отчетливо виден. Еще поразительнее то, что из подписей к упомянутым рисункам выясняется — эндосперм принят за семядоли.

Язык работы в целом высокопрофессионален. Это естественно для книги, автор которой постепенно становится своего рода классиком киамологии.[1] Вследствие этого и зная, что Н. М. Дудик готовит монографию по бобоцветным Украины, мы решили указать на некоторые спорные моменты в используемой ею терминологии. Нам кажется, например, что используемый в «Определителе» термин — основание плода — «основа плоду» (кстати, это вообще самое нечеткое место в описаниях), включает и собственно основание плода и образование, называемое Н. Н. Каденом и В. Н. Тихомировым карпофором (см. рис. 7, 8, 9, 10 и т. д.), причем чаще всего только последнее.

Автор верно отделяет понятия халазы у семезачатка от «следа халазы» у семени, но не вполне последователен в аналогичном случае, когда речь идет о микропилярном следе. В книге как альтернативные термины приняты микропилярный след и микропиле, но, разумеется, эти понятия неидентичны.

Ряд авторов, следуя Корнеру (Corner, 1951), отмечает наличие вокруг рубчика бобовых (мотыльковых) особого образования, возникающего из семеножки (фуникулюса) и называемого кольцевым ариллюсом (rim-aril). Дудик использует термин присемянник, что до известной степени эквивалентно термину ариллюс и принципиальных возражений не вызывает. Однако не всегда понятны границы приложения термина присемянник и его соотношения с понятием остаток семенной ножки — «залишок насінноі ніжки» (сравните соответствующие изображения на рис. 37, 59 и 100).

Прочие неточности и нечеткости малозначимы, но по указанной выше причине мы все же о них упомянем. Они нередко проистекают из стремления к большей наглядности описаний и ключей. В частности, плод, охарактеризованный как «боб с выпуклостями над семенами», имеет определенное название бугорчатый боб (legumen torulosum). Сочетание «боб четковидно-перетянутый между семенами» (стр. 27) вообще неприемлемо. Вызывает некоторые сомнения правомочность употребления определения «овальный». Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников и З. Т. Артюшенко (1956) достаточно убедительно показали необходимость его замены определениями «эллиптический», «заостренно-эллиптический» и т. п.

---

[1] От греческого киамос — боб.

Рисунки в книге следует признать удачными. Особенно важно, что унифицированные иллюстрации сопровождают описания всех без исключения видов. У рецензентов возник лишь один вопрос при просмотре иллюстративных материалов. Мы не смогли установить значение ряда линий на схемах, изображающих поперечные срезы семян на рис. 4, 5, 6, 7, 8.

Составление определителей дело достаточно сложное и ответственное даже для профессиональных систематиков. Н. М. Дудик, по мнению рецензентов, в целом справилась со специфическими трудностями этой работы и ее публикация вносит заметный вклад в киамологию, являясь в тоже время приемлемым пособием в практической работе.

Книга является важным звеном в познании бобоцветных СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Д у д и к Н. М., Е. М. К о н д р а т ю к. (1970). Атлас плодів и насіння бобових природноі флори УРСР. — С о к о л о в С. Я. (ред.) (1958). Деревья и кустарники СССР, IV. — Ф е д о р о в Ал. А., М. Э. К и р п и ч н и к о в, З. Т. А р т ю ш е н к о. (1956). Атлас по описательной морфологии высших растений. — C o r n e r E. (1951). The leguminous seed. Phytomorphology, 1, 2 : 328—365. — K o p o o s h i a n H., D. I s e l y. (1968). Seed character relationships in the *Leguminosae*. Proceed. Iowa Acad. Sci. (1966, 73. Des Moins) : 59—67. — P o h l R. W. (1955). An endospermous dicotyledon seed for botanical instructions. Proceed. Iowa Acad. Sci., 62 : 150—151.

И. В. Грушвицкий, Г. П. Яковлев.

Химико-фармацевтический институт,
Ленинград.

Получено 12 III 1974.

УДК 019.941 : 002.01 (093.32)

Г. И. Дохман. История геоботаники в России. Изд. «Наука», М., 1973. 286 стр., цена 2 р. 18 к.

B. M. M I R K I N, V. D. A V D E E V. *H. I. DOKHMAN.* THE HISTORY OF GEOBOTANY IN RUSSIA, 1973

В 1971 г. кафедрой геоботаники Московского университета было проведено совещание по проблеме преподавания геоботанических специальных курсов в университетах страны. Многими участниками этой встречи было высказано пожелание издать хрестоматию по истории русской фитоценологии и опубликовать наиболее яркие страницы из наследия классиков геоботаники конца прошлого и начала нынешнего столетия, так как их работы стали библиографической редкостью и недоступны для студентов. В результате, не зная истории развития своей науки, не только студенты, но и преподаватели и научные работники преимущественно молодого поколения часто рассматривают как новое то, что было известно уже много лет назад. Опубликованная Г. И. Дохман книга в известной мере восполняет этот пробел и позволяет составить достаточно полное представление о раннем этапе развития отечественной фитоценологии с конца XVIII в. до 20-х годов нашего столетия.

Предваряя рассмотрение этого фундаментального труда, в основе которого лежит большая исследовательская работа, отметим, что автор объективно и точно передает мировоззрения каждого исследователя и не боится при этом больших цитат. Излагая систему взглядов того или иного исследователя, он не вмешивается в логику его рассуждений. Но зато автор весьма активен при обсуждении работ, излагая свою точку зрения при заключающем сравнительном анализе. Можно во многом не соглашаться с автором обзора, спорить с ним по самым принципиальным вопросам, но нельзя не признать того, что книга написана творчески, материал воспринят активно и эмоционально подан читателю. Участь компилятора, которая подстерегает каждого составителя обзора, счастливо миновала Г. И. Дохман.

Работа имеет следующую структуру. В кратком «Введении» излагается кредо исследователя, который идет от сформировавшейся системы взглядов к истории их формирования и потому, вооруженный опытом и теорией современной науки, может не регистрировать пассивно «белые пятна прошлого», а критически оценить правомочность той или иной гипотезы на фоне исторического развития науки.

Далее следует первая небольшая глава «Историческая эволюция определения фитоценологии (геоботаники)», где подробно анализируется гамма исторических нюансов толкования понятия «геоботаника» и рассматриваются отношения геоботаники и других отделов ботаники.

Главы 2-я «Основные периоды исторического развития русской фитоценологии» и 3-я «Формирование понятий и методов фитоценологии в России» в известной мере повторяют друг друга. Вначале рассматриваются основные этапы развития фитоце-

нологии с разделами, соответствующими изучению разных типов растительности; затем применительно к крупным разделам об изучении отдельных типов растительности рассмотрены исторические периоды. Кроме того, в 3-й главе имеются подзаголовки к описаниям роли наиболее крупных геоботаников. 2-я глава представляет изложение концепции исторического развития геоботаники, предваряющее его подробный анализ в 3-й главе.

История геоботаники разделена на 3 периода: подготовительный (середина XVIII — конец 70 годов XIX в.), начальный период развития фитоценологии (80 и 90 годы XIX в.), период оформления и становления фитоценологии как науки (первое 20-летие XX в.).

Эти крупные периоды (в особенности первый) в 3-й главе разделены на более мелкие. Так, рассматривая древесную растительность как объект изучения, Дохман выделяет 5 периодов, начиная с 60-х годов XVIII в.; для аналогичного раздела о степях выделено также 5 периодов, но уже начиная с 30-х годов XIX в. Подобная детализация применительно к разным разделам геоботаники оправдана, так как позволяет лучше выявить этапы исследований, которые в разных разделах фитоценологии не совпадали по времени. Но с другой стороны, это крайне осложняет ориентацию читателя в сложной периодизации. Невольно приходишь к выводу, что в книге отсутствует обобщающая таблица со сравнительными данными, в которой в форме лаконичных резюме были бы параллельно рассмотрены работы в области луговедения, лесоведения, тундроведения и степеведения. Несколько непропорциональны разделы об изучении разных типов растительности. Изучению лесов отведено 34 страницы, лугам и болотам — 15, тундрам — 1, степям — 82, причем в этом разделе в каждом периоде в форме отдельных статей выделены работы классиков отечественного степеведения, а работы некоторых исследователей (И. К. Пачоский, В. В. Алехин) рассмотрены даже в двух статьях, включенных в разделы о разных периодах истории степеведения. В этом, видимо, сказалось то, что Дохман работает в области изучения степей. Заметим, что изложение истории изучения степей представляет наиболее яркие страницы книги.

В 3-й главе, кроме того, в виде отдельных разделов выделены следующие вопросы: совещания Департамента земледелия, посвященные организации исследований лугов и болот; совещание Московского губернского земства; исследования лугов и степей, выполненные в соответствии с программой и рекомендациями совещаний; критическое обсуждение вопросов классификации степей; систематизация представлений о растительных сообществах; роль Русского ботанического общества в развитии фитоценологии; первый оригинальный курс по фитоценологии; Первый всероссийский съезд русских ботаников.

Нет никакой возможности в краткой рецензии рассмотреть даже бегло содержание этих разделов, отметим, лишь, что при обсуждении различных воззрений автор склоняется к признанию большей ценности «эуфитоценологической» точки зрения, которая впервые наиболее четко была высказана С. Г. Коржинским, признававшим факт взаимоотношений между растениями значительно более важным, чем влияние абиотических факторов среды. Эта точка зрения в дальнейшем через работы И. К. Пачоского привела к системе взглядов В. В. Алехина и через Г. Ф. Морозова без сомнения оказала влияние на теоретическую платформу ленинградской школы (В. Н. Сукачев, А. П. Шенников). Как следствие этой концепции возникли классификационные принципы, имеющие в основе критерий доминантов.

Противоположные взгляды (эколого-фитоценотическая точка зрения), свойственные Г. И. Танфильеву, А. Н. Бекетову, отчасти Н. А. Кузнецову и В. Л. Комарову и нашедшие выражение в учении Л. Г. Раменского (считавшего главным фактором организации растительных сообществ условия внешней среды), отвергаются Г. И. Дохман. Она рассматривает их как теоретически несостоятельные из-за невозможности проявления экологических оптимумов у видов, слагающих растительные сообщества.

Время, в целом, утвердило как господствующую вторую точку зрения. Ныне большинство геоботаников в СССР и за рубежом считают, что виды встречаются вместе не столько потому, что они приспособились друг к другу, сколько потому, что приспособились к общей среде. Специфичность экологии видов и неспецифичность их влияний друг на друга привели к тому, что взаимовлияния стали некоторым фоном, на котором географические факторы сформировали явления зональности и вертикальной поясности. Эколого-фитоценотические оптимумы различных видов обусловили также образование их рядов в соответствии с градиентами ведущих факторов среды и взаимовлияния видов сказались преимущественно на их обилии, а не встречаемости. Поэтому возникли экологические классификации, основанные на детерминантах (индикаторных, верных видах), которые наибольшего расцвета получили в работах сигматистов (последователей Браун-Бланке), и в последние годы становятся все более популярными в нашей стране. На III Всесоюзном совещании по проблеме классификации растительности (Ленинград, 1971) растительный покров трактовался как континуум, организованный в первую очередь средой, и в качестве классификационных критериев было рекомендовано использовать сопряженные условиями среды группы видов. К сожалению, Дохман не обратила внимания на зто Совещание и поэтому, защищая «эуфитоценологическую» концепцию, практически призывает к возврату советской фитоценологии к уровню 50-х годов.

Исследования Г. И. Дохман позволили восстановить приоритет русских геоботаников в целом ряде вопросов теории и методов геоботанического исследования. В книге доказано, что ярусность была описана А. М. Бажановым раньше, чем А. Кернером; А. Клаус первым отметил смену аспектов (это открытие также ранее приписы-

валось Кернеру); метод линейной таксации впервые применил Б. А. Келлер, а не Т. Фрис; кривые константности начал строить М. Ф. Короткий, а не Г. Дю-Рие; автором метода пробных квадратов был Ф. Тецман, а не Ф. Штеблер и Ф. Шретер. И в то же время, отдавая должное восстановлению русских приоритетов, которое выполнено Г. И. Дохман, нельзя не поразиться, как скупо прокомментированы первые выступления Л. Г. Раменского, приоритет которого в открытии явления непрерывности растительного покрова ныне уже никем не оспаривается. Ведь именно работы Раменского были тем ростком, из которого развивается древо современной советской фитоценологии, признающей континуум основным свойством растительного покрова и разрабатывающей методы исследования в соответствии с концепцией его непрерывности.

4-я глава — «Основные тенденции развития фитоценологической проблематики» — является собранием кратких рефератов по основным вопросам теории фитоценологии на уровне начала 20-х годов. Рассматриваются факторы формирования структуры растительного сообщества (вначале взаимоотношения растений, потом среда, взаимоотношения между растениями и местообитанием и прочие биотические факторы), понятий «растительное сообщество» и «фитоценоз», понятия «растительная ассоциация» и «формация», вопросы терминологии (соотношение понятий «сообщество», «насаждение», "участок ассоциаций», «фитоценоз», «структура фитоценозов»), принципиальные различия между естественным (природным) и искусственным фитоценозом (агроценозом), классификация, картографирование, динамика растительности, методы исследования и программы работ. Последний раздел представляет особую ценность в свете проявляемого сегодня интереса к методам исследований.

Весьма поучительно и для современного исследователя звучит процитированная автором фраза Пачоского о практической невыполнимости точного учета «племенного состава луга, степи или леса».

5-я глава — «Исторический обзор направлений в современной фитоценологии» — в известной мере выходит за рамки монографии, так как во «Введении» к книге автор ограничивает ее задачи началом 20-х годов. И может быть именно поэтому эта глава вызывает неудовлетворение. Новые подходы в геоботанике, которые появились начиная с 1961 года, рассматриваются как попытка «ревизии», которую автор усматривает в безмерном расширении объема фитоценологии, в возврате к положительной оценке значимости местообитания в качестве диагностического признака, в попытках математизации геоботаники и использования кибернетических подходов, в стремлении рассматривать фитоценологию как часть биогеоценологии, в крайне ограниченном применении методов и материалов полевого исследования растительности, в злоупотреблении скороспелыми терминами для обозначения недостаточно (или слабо) разработанных понятий о процессах и явлениях.

Автор резюмирует: «Перечисленные тенденции ревизии важнейших принципиальных положений фитоценологии, лишенные теоретической аргументации, игнорирующие предшествующий опыт данной дисциплины, естественно, приводят к априорным, научно бесплодным суждениям» (стр. 265).

Г. И. Дохман не приводит ни одной работы «ревизионистов» и поэтому цитированная фраза воспринимается как обвинение едва не всей современной отечественной геоботаники. Это обвинение представляется сугубо субъективным, и читатель имеет право не согласиться с автором. Не соглашаться с Дохман можно и в поисках истоков геоботаники, которые она видит в агрономии, приводящей к развитию «эуфитоценологии», так как она ставит во главу угла взаимоотношения между видами. Основными истоками «эколого-фитоценологии», бесспорно, являются ботаническая география и экология растений.

Наконец, признавая сложность сравнительного анализа развития русской и зарубежной фитоценологии и поэтому до некоторой степени оправдывая искусственное рассмотрение развития науки в рамках одной страны, трудно удержаться от пожелания проведения хотя бы самых общих параллелей между основными работами отечественных и зарубежных ученых.

Заканчивая рецензию, надо еще раз подчеркнуть, что автору новой монографии можно возражать по ряду самых принципиальных вопросов, начиная от агрономической трактовки истоков геоботаники и кончая признанием едва ли не всех советских работ последнего десятилетия «ревизионистскими» и «научно-бесплодными». Однако высказывать ту или иную точку зрения и отстаивать ее — это право автора. Бесспорно одно — опубликована очень нужная и ценная книга, которая явится стимулом развития современной отечественной геоботаники.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал
Академии наук СССР,
г. Уфа.

Получено 1 III 1974.

В книге Г. И. Дохман «История геоботаники в России» сделана попытка проследить историю развития геоботанических представлений; главным образом в дореволюционной России, от XVIII в. до 20-х годов нашего века. Однако конспективно излагается и история геоботаники в советское время. Автор в результате многих лет упорной и кропотливой работы собрал обширный материал, начиная с первых проблесков геоботанического понимания растительности до оформления идей этой науки в сов-

ременном виде. Для этого ему пришлось просмотреть многие редкие, забытые произведения, статьи, затерянные в старых сельскохозяйственных и лесоводческих журналах; использовав эти источники в своем труде, он сделал их доступными для широких кругов ботаников. В этом непреходящая заслуга автора.

Развитие геоботанических (-фитоценологических) идей рассматривается Г. И. Дохман по периодам. Установление их не бесспорно, но сам автор считает свою периодизацию предварительной. Материал по каждому периоду завершается обобщением; кроме того, 4-я глава представляет собой резюмирующий обзор всего материала. Книга снабжена общим заключением.

Все положительное, что найдено автором, представляет большую ценность для современных ботаников. Однако многое в рецензируемом труде вызывает недоумение: прежде всего — сам заголовок.

Каждый историк любой отрасли знаний должен стремиться к широкому охвату материала и к объективным заключениям на основании интерпретации всех имеющихся в его распоряжении фактов.

Как же обстоит дело в данном труде? Прочитав его, можно убедиться в том, например, что из поля зрения Г. И. Дохман совсем ускользнула деятельность старинной Казанской школы геоботаников, давшей науке немало славных имен. О существовании в прошлом этой школы лишь однажды вскользь упоминается (стр. 149). Правда, отдельные представители ее указаны (П. Н. Крылов, С. И. Коржинский, А. Я. Гордягин, Б. А. Келлер); зато В. И. Талиеву, по мнению В. Н. Сукачева (1933), «одному из наиболее крупных и в то же время особенно оригинальных и своеобразных советских ботаников, который своими работами определил целое направление в ботанической географии», почти не уделяется внимания (за исключением нескольких упоминаний о его выступлениях на совещаниях). Из опубликованных В. И. Талиевым трудов (монографий и статей), число которых превышает 500, ни один не включен в список литературы! Между тем, как указывал Сукачев (1933), «Коржинский и Гордягин положили основу наиболее крупной у нас школе геоботаников, ярким представителем которой и был В. И. Талиев». «Он оказал огромное влияние этим (вниманием к роли человека в изменении растительности, — *В. А.*) на развитие геоботаники у нас». Б. М. Козо-Полянский (1931) справедливо называет Талиева классиком. Г. И. Дохман в рецензируемом труде говорит об изменениях, внесенных Талиевым в шкалу Друде, приводит отзывы других исследователей об этих изменениях, но и в этом случае не объясняет читателям суть этих изменений.

Вопросу о влиянии человека на растительность особенно не повезло в этой книге. Автор по существу игнорирует его, как и всех ученых, изучавших эту проблему. Между тем рассматривать человека как нечто, стоящее вне природы, — устаревшая точка зрения. Уже давно доказано, что под влиянием человеческой деятельности находятся все типы растительности, и не видеть или не желать видеть этого в настоящее время более чем странно.

Допустимы ли такие пробелы в целостной истории? Впрочем, сам автор в заключении пишет: «Данное исследование должно рассматриваться лишь в качестве введения в историю фитоценологии» (стр. 266). Но почему бы так и не озаглавить труд? Тем более неправомерно наименование его «Историей». Эту книгу правильнее было бы назвать, как указано выше, или: «Очерки по истории геоботаники», «Материалы к истории геоботаники» или, еще точнее — «Очерки развития фитоценологических понятий».

Уделяя главное внимание геоботаническим идеям в дореволюционной России, Г. И. Дохман использует и труды ученых, созданные в советское время. Она даже дает обзор различных направлений в развитии этих идей с 1922 по 1969 г., правда, лишь конспективный. Поэтому указывать в заголовке, что книга посвящена истории геоботаники в **России**, так же не вполне точно. В связи с заголовком не совсем ясно, в чем автор видит главную цель своего исследования: в изложении истории геоботаники (т. е. истории изучения растительности и на этой основе разработки понятий) или же только в истории разработки понятий и терминологии? Последнее для автора, по-видимому, является главным, вопросы же изучения растительности освещаются значительно слабее или совсем опускаются. Так, например, о Д. И. Литвинове говорится, что его «фитоценологические (-геоботанические, — *В. А.*) высказывания» ограничиваются лишь расчленением растительности на формации (стр. 92) и больше ничего! А В. И. Талиев и его последователи, уделявшие главное внимание именно изучению растительности, совсем не привлекают внимания автора. В то же время сельскохозяйственные опыты или рассуждения, касающиеся тех или иных взаимоотношений между растениями, «освящаются» современной фитоценологической терминологией. «В работах Энгельмана (1818—1820 гг.) отчетливо обнаруживается фитоценологический подход к изучению луговой растительности» (стр. 26), так как он указывает на необходимость изучения природных условий и биологических свойств растений при возделывании лугов. Хозяйственные опыты Н. А. Шишкина (1843 г.) по удобрению лугов «характеризуются экспериментально-фитоценологической направленностью» (стр. 79). Описание тундры А. Ф. Миддендорфом (1867 г.) характеризуется «эколого-фитоценотической направленностью» (стр. 86) и т. д. Но идя подобным путем, и у первобытных людей уже можно установить «фитоценотическую направленность»!

Целый ряд оригинальных утверждений автора, к сожалению, не убедителен. Например: «Для фитоценологии ближайшей по взаимодействию отраслью знания являлась агрономия» (стр. 6). В понятие «агрономия» здесь не совсем законно включается и лесное хозяйство. «История фитоценологии не подтверждает суждений некоторых авторов, склонных придавать ботанико-географической науке решающее конструктивное влияние в формировании фитоценологии» (стр. 6). Но генетическая связь между ботанической географией и геоботаникой настолько ясна и определенна, что не вызывает сомнений, в то время как связь между науками сельскохозяйственными и лесоводственными, т. е. так называемыми «прикладными» науками и «чистой наукой», куда относилась и ботаника со всеми ее разделами, у нас до XX в. была весьма слаба. Другое дело, что некоторые справедливые положения, полученные «прикладными» науками, впоследствии были использованы геоботаникой. Необосновано утверждение, что «суждение (Д. М. Кравчинского, 1883 г.) о мощности, конкурентоспособности лесных сообществ сравнительно с травяными определило формирование концепций С. И. Коржинского» (стр. 50). Мнение Коржинского (1886 г.) по этому вопросу, весьма ясное, опубликовано лишь немного позднее суждений Кравчинского. Коржинский, перечисляя авторов, которых он считает своими идейными предшественниками, ничего не говорит о последнем, зато он цитирует Дарвина.

Подобные категорические утверждения, которые являются в действительности лишь предположительными, к сожалению, не единичны в книге. Труд очень сильно проигрывает от искусственной «пограничной линии», отделяющей развитие геоботанических идей за рубежом от их развития в России. Эта искусственная преграда препятствует автору упоминать даже о дарвинизме и его влиянии на геоботанические идеи. В самом конце своего труда автор признает ту несомненную истину, что «отечественная фитоценология, несмотря на ее самобытность, не могла развиваться в отрыве от западно-европейской» и указывает, что от освещения последней пришлось отказаться «вследствие ограниченности предоставленного для данной работы объема». Однако объем в 286 страниц, немалый сам по себе, можно было бы экономнее использовать. Некоторые цитаты, вследствие редкости источников, интересны, но они могли бы быть сокращены, что освободило бы немало страниц для хотя бы краткого изложения зарубежных геоботанических идей. Для полноты обзора это было бы чрезвычайно полезно.

В рецензии невозможно выявить все, что вызывает возражения в столь обширном труде. Их немало. Я не могу останавливаться на ряде неудачных выражений, многих допущенных опечатках.

В целом вся книга производит впечатление широко задуманного, но, к сожалению, недостаточно проработанного труда. Сам автор, по-видимому, отдает себе в этом отчет, делая многие оговорки: . . .«не претендуя на всесторонний анализ и освещение истории фитоценологии». . . «Генезис науки. . . требует специальной. . . доказательной исследовательской разработки» (стр. 7), «Данное исследование должно рассматриваться лишь в качестве введения в историю фитоценологии» (стр. 266) и пр. Вследствие этого опубликование данной книги в настоящем виде с обязывающим ко многому заголовком нам представляется несколько преждевременным. Но последующие исследователи проблемы, конечно, будут благодарны автору за собранный им богатый материал.

ЛИТЕРАТУРА

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — К о р ж и н с к и й С. И. (1886). Некоторые данные относительно северной границы черноземностепной области Прилож. к протоколам заседаний Общ. естествоиспытат. при Казанском университете — С у к а ч е в В. Н. (1933). Памяти Валерия Ивановича Талиева. Сов. бот., 5.

В. Д. Авдеев.

г. Ровно. Получено 19 III 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Heinrich Walter. A l l g e m e i n e G e o b o t a n i k. Eine kurze Einführung. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart, 1973. 256 S., Dm 17.8 (**Г. Вальтер.** Общая геоботаника. (Краткое введение, 1973)

T. A. R A B O T N O V. *H. WALTER.* GENERAL GEOBOTANY. (A SHORT INTRODUCTION, 1973)

Под геоботаникой Г. Вальтер понимает раздел учения о растениях (фитология), в котором они рассматриваются как часть биосферы, т. е. при их произрастании в природных условиях (а не в лабораториях или в ботанических садах). Задачи геоботаники ограничиваются изучением растительного покрова суши, включая прибрежные зоны водоемов. Изучением растений водных бассейнов занимается гидробиология.

Геоботаника подразделяется на флористическую, историческую, ценологическую и экологическую. Все они кратко рассматриваются в книге Вальтера.

В первом разделе книги, в котором излагается флористическая геоботаника, или учение об ареале (стр. 11—41), дано краткое представление об ареалах, флорах

и геоэлементах флор. Второй раздел (стр. 42—87) посвящен исторической геоботанике. В нем рассмотрена история растительности Западной Европы, в особенности в послеледниковое время. Очень важна и интересна часть его, посвященная изменению растительности Западной Европы под влиянием деятельности человека. В третьем разделе, где характеризуется ценологическая геоботаника (стр. 88—145), освещены общие вопросы фитоценологии (организация фитоценозов, конкуренция, принципы выделения ассоциаций, система единиц растительности по Браун-Бланке, сукцессии, зональное и высотнопоясное распределение растительности). Здесь также дано сжатое описание растительности Западной Европы. В этом разделе кратко охарактеризованы некоторые подходы к изучению растительности, используемые в СССР. Советские геоботаники должны быть признательны Г. Вальтеру за освещение в его работах, в особенности во втором томе «Растительности земного шара», результатов их исследований.

Четвертый раздел посвящен экологической геоботанике (стр. 146—241), в основном экологии растений. В нем обсуждаются также вопросы, рассмотрение которых с равным правом могло быть отнесено и к предыдущему разделу: биосфера, экосистема, биогеоцен (этот термин Вальтер применяет вместо термина биогеоценоз), первичная продукция, разложение органических соединений в почве.

В книге имеется краткий список дополнительной литературы и предметный указатель.

Книга Вальтера заслуживает высокой оценки. Автору удалось в сжатой форме изложить основы географии растений, фитоценологии и, в особенности, экологии растений. Отбор материала и его расположение при кратком изложении представляют большие трудности, но эти трудности были успешно преодолены Вальтером. Книга насыщена интересным фактическим материалом, в ней много удачно подобранных иллюстраций, она будет полезна многим. Особую ценность эта книга представляет для преподавателей естествознания и географии средней школы, а также для студентов педагогических вузов и тех университетов, где нет специализации по геоботанике. Книга Вальтера может служить образцом построения курса общей геоботаники для наших высших учебных заведений. Ее целесообразно перевести на русский язык. Ценность книги возрастает, если перевод будет дополнен разделом, посвященным краткой характеристике растительности СССР и ее истории. Менее целесообразно заменить разделы книги Вальтера, посвященные растительности Западной Европы, разделом о растительности СССР, как в свое время поступил В. В. Алехин при переводе на русский язык книги Вальтера «Einführung in die allegemeine Pflanzengeographie Deutschlands» (1927).

Следует сделать несколько критических замечаний. Вероятно, было бы более правильным вопросы флористической геоботаники рассмотреть после изложения данных по экологии растений и исторической геоботаники, так как без знания экологии растений и истории нельзя объяснить современное распространение растений.

Нельзя признать удачным положение о компонентах биосферы, которые, по Вальтеру, представлены абиотической средой (экотопом), совокупностью растений (фитомассой) и совокупностью животных (зоомассой). Правильнее говорить, что биосфера расчленяется на биогеоценозы, компонентами которых являются биоценоз и экотоп. Биоценозы, по Вальтеру, образованы продуцентами (автотрофами), консументами (животными) и деструкторами. Нам представляется более целесообразным выделять следующие основные функциональные группы организмов, образующие биоценозы: 1) автотрофы, 2) биотрофы-гетеротрофы, использующие вещество и энергию живых растений (животные-фитофаги, паразитные грибы и бактерии, паразитные цветковые растения); 3) сапротрофы-гетеротрофы, использующие вещество и энергию отмерших органов растений (животные-сапрофаги, бактерии, грибы), обеспечивающие минерализацию отмерших растений и способные создавать стойкие органические соединения (гумус).

Т. А. Работнов.

Московский
государственный университет.

Получено 28 V 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.84 : 581.824.1 : 582.47

P. Greguss. X y l o t o m y o f t h e l i v i n g C o n i f e r s. Akademiai Kiadó, Budapest, 1971. 172 p., 808 microphotos on 175 plates and 145 plates with drawings (**П. Грегуш.** А н а т о м и я д р е в е с и н ы с о в р е м е н н ы х х в о й н ы х, 1971)

I. A. S H I L K I N A AND A. A. J A T S E N K O - K H M E L E W S K Y. (A REVIEW)

Профессор П. Грегуш — известный венгерский анатом, 80-летие которого было широко отмечено в 1969 г. во многих странах мира. Последние 30 лет он активно работает в области анатомии древесины голосеменных. Результатом этой работы явилась обширная сводка под названием «Определитель древесин ныне живущих голосеменных», опубликованная в 1955 г. в двух параллельных изданиях на английском и немецком языках.[1]

Поскольку к моменту публикации английской монографии автор не располагал исчерпывающей коллекцией хвойных древесин мира, возникла необходимость в ее дополнении, каковым и является рецензируемая монография. Таким образом, в настоящее время в обеих книгах выдающегося венгерского анатома мы находим описания древесины 505 видов современных хвойных (почти 90% всего числа их), относящихся к 6 семействам, на которые автор делит все современные хвойные (в отличие от более обычного разделения в нашей литературе на 8 семейств).

Хотя в заглавии рецензируемой книги указана древесина хвойных, в ней, так же как и в предыдущих изданиях, 1-я часть посвящена ныне живущим цикадовым (опять-таки в дополнение к книге, опубликованной Грегушем в 1968 г., посвященной ксилотомии современных цикадовых).

В рецензируемой работе приведены также краткие характеристики семейств, но характеристики родов, а также ключи для определения родов и видов отсутствуют и основную часть книги составляют описания видов по той схеме, которая давно была принята автором. Всего в книге дано описание древесины 155 видов хвойных (в дополнение к 350, описанным ранее).

Чрезвычайную ценность представляет иллюстративный материал, который, как всегда у этого автора, включает для каждого вида 4 микрофотографии и 2—3 рисунка.

Однако при всей ценности работы нельзя не указать на досадные погрешности, встречающиеся в ней. Они относятся главным образом к рисункам. На всех рисунках несколько вольно изображены лучи на тангентальных срезах. Кроме того, иногда рисунок не совпадает с описанием, как например в случае *Podocarpus macrophylla* var. *maki* Siebold (стр. 63, табл. LVI, рис. 36), где в тексте паренхима описывается как не имеющая пор, а на рисунке изображены обильные простые поры как на радиальных, так и на тангентальных стенках паренхимных клеток. Иногда не совпадает изображение на микрофотографии с изображением этих же деталей на рисунке. Например, у *Abies religiosa* Schlecht. et Cham. (табл. CXXIII, рис. 103) поры на полях перекреста, видимые на микрофотографии, значительно отличаются от пор на полях перекреста, изображенных на рисунке, как по форме, так и по количеству и расположению.

Указанные недостатки не умаляют достоинств книги П. Грегуша, которую трудно переоценить, так как она является единственным в мире пособием со столь исчерпывающей характеристикой строения древесины хвойных, представители которых являются важнейшим сырьем для многих отраслей современного производства.

И. А. Шилкина, А. А. Яценко-Хмелевский.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 6 III 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.08 : 582.03

Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphere. Institut national de la recherche Agronomique, Paris, Red. M. Hallaire, C. H. de Brichambaut, B. Goillot, 1970. 543, 218 fig. (**Методы изучения физических факторов биосферы, 1970)**

N. I. B O B R O V S K A Y A. (A REVIEW). METHODS OF STUDYING THE PHYSICAL FACTORS OF THE BIOSPHERE, 1970

С изучением физических процессов, происходящих в биосфере, биологи сталкиваются постоянно. В последнее время все чаще появляются новые способы определения тех или иных параметров, наиболее важным из которых и посвящен сборник «Методы изучения физических факторов биосферы». В большей части статей рассматриваются методы определения метеорологических показателей. Например, показаны способы измерения радиационного баланса и методы измерения спектрального состава суммарной радиации. Для измерения солнечной радиации под растительным покровом предложен линейный пиранометр. Довольно подробно рассмотрены методы и техника измерения температуры. Предложен новый способ измерения температуры поверхностей с помощью инфракрасного радиометра и люминесценции. Описано несколько приборов для измерения влажности воздуха (психрометры с термопарами, гидротермические датчики с контролируемым поглощением по изменению температуры и др.). В одной из статей подробно описаны осадкомеры и плювиографы, используемые Национальной

[1] P. G r e g u s s. (1955). Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Akademiai Kiadó, Budapest. P. G r e g u s s. (1955). Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Akademiai Kiadó, Budapest.

метеорологической службой Франции. Весьма интересны статьи по методам и технике измерений испарения и эвапотранспирации. В нескольких статьях рассматриваются методы измерения скорости ветра и применение этих данных в экологических исследованиях.

Для ботаников будет особенно интересна серия статей, посвященных воде — измерению ее концентраций и потенциалов. В одной из статей рассматриваются вопросы, касающиеся содержания воды в почве и в растении. Предложен еще один прибор для измерения водного потенциала. Описывается гаммаметрия и возможность ее применения для определения влажности почвы. Определения влажности предлагается проводить также с помощью удельной проводимости материалов и поглощения сантиметровых волн. Очень интересный раздел посвящен технике измерения листовой поверхности, включающий обзоры имеющихся методов и принципов, положенных в их основу. Предложены новые методы определения листовой поверхности (применение полусферической фотографии, аспирационного аппарата). Ряд авторов считает, что для определения малых листовых поверхностей следует использовать фотоувеличение.

Хотя техническая сторона, по-видимому, заинтересует больше метеорологов, чем ботаников, сборник будет чрезвычайно полезен для самого широкого круга экологов.

Н. И. Бобровская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 019.941 : 581.4 : 581.331.2 : 582.5/.9

G. Thanikaimoni. Index bibliographique sur la morphologie des pollens D'Angiospermes. Institut Français de Pondichéry. Travaux de la Section Scientifique et Technique. All India Press. Pondichéry. Tome XII. Fascicule 1, 1972, p. 1—337. Supplément 1. Fascicule 2, 1973, p. 1—162. (**Г. Таникаимони.** Библиографический указатель по морфологии пыльцы покрытосеменных. Французский институт в Пондишери. Труды секции науки и техники)

M. V. LITVINZEVA. *G. THANIKAIMONI.* BIBLIOGRAPHIC INDEX TO THE POLLEN MORPHOLOGY OF ANGIOSPERMS, 1972

В 1972 г. вышел в свет составленный индийским палинологом Г. Таникаимони библиографический указатель по морфологии пыльцы покрытосеменных растений. В следующем, 1973 году, выпущено первое дополнение к нему. Всего в указателе с дополнением имеется около 2400 библиографических ссылок. Почти 90% из них (2199) содержится в основном выпуске.

Указатель содержит перечень литературы о пыльце 7218 родов. Названия родов даны в алфавитном порядке; в пределах родов литература цитируется в хронологическом порядке. Как в основном указателе, так и в приложении дан список синонимов. В конце книг приведены дополнения, в которых цитируется литература, не попавшая в основной список.

Следует отметить, что имеются некоторые пропуски работ советских авторов. Так, например, не приводится «Атлас спор и пыльцы растений Дальнего Востока» Л. И. Мячиной, Л. Л. Казачихиной, И. Б. Мамонтовой и В. С. Калининой, изданный в Хабаровске в 1971 г. и содержащий описание 130 родов и более чем 190 видов. Пропущен ряд статей: М. Х. Моносзон «О видовых определениях пыльцы некоторых видов родов *Alnus* и *Alnaster*» (Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, № 3, 1971); Л. П. Митина «Палинологические данные к систематике и филогении семейства *Caprifoliaceae* Vent. (жимолостные)» (Проблемы палинологии, вып. 1, 1971); Н. Р. Мейер, Н. А. Гревцова «К морфологии пыльцы яблони и груши» (Вестн. Моск. унив., сер. 6, Биология, почвоведение, № 3, 1972).

Составитель библиографии намеревается и в дальнейшем продолжать работу над указателем.

Палинологическая литература обогатилась ценным справочником.

М. В. Литвинцева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 6 III 1974.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 92/99 : 58 (47+57)

ПАМЯТИ С. Г. ГМЕЛИНА — ОДНОГО ИЗ ПЕРВЫХ БОТАНИКОВ РОССИИ (К 200-летию со дня смерти)

B. D. ALEKSEEV. IN MEMORIAM S. G. GMELIN — ONE OF THE FIRST BOTANISTS OF RUSSIA (TOWARDS THE 200TH SINCE HIS DEATH)

В июле 1974 года исполнилось 200 лет со дня трагической гибели одного из первых исследователей природы России (особенно юго-восточного Кавказа), одного из первых академиков-ботаников Российской Академии наук Самуила Готлиба Гмелина.

Родился С. Г. Гмелин 23 июня 1745 г. в г. Тюбингене (Германия). Проявив исключительные способности к естественным наукам, уже в возрасте 19 лет он получил степень доктора медицины, продолжая совершенствоваться в области ботаники. Имя его приобрело известность. В 1767 г. Гмелина приглашают в Российскую Академию наук и присваивают ему звание академика.

В это время претворяется в жизнь задуманный еще Петром I широкий план исследования естественных богатств России и снаряжается целый ряд экспедиций.

С. Г. Гмелину было поручено особенно тщательно исследовать прибрежную часть Каспийского моря, находившуюся тогда под властью Персии, куда входила территория современного Азербайджана и Дагестана. Отбыв из Петербурга в конце мая 1768 г., до 1770 г. он исследует юго-восток России, включая Астрахань, откуда в 1770 г. отправляется морским путем по Каспийскому морю в Персию. Проведя необходимые наблюдения, Гмелин в 1772 г. возвращается в Астрахань, приводит в порядок свои наблюдения и вновь отплывает в Персию. Из Персии обратно он добирается по суше до Дербента, делая многочисленные наблюдения. Путешествие в это время было не только трудным, но и опасным, так как вся территория была разобщена на ряд владений князей-уцмиев, часто враждовавших друг с другом.

Желая подробнее познакомиться с малоизвестными землями, лежащими за Дербентом, и понадеявшись на обещание безопасности со стороны уцмия Дербентского, Гмелин решил по суше добраться до Кизляра. Во всех путешествиях его сопровождали студент И. Михайлов и рисовальщик Ф. Баур.

В начале 1774 г. невдалеке от Дербента Гмелин был схвачен людьми уцмия Кайтагского Эмира-Гамзы, отличавшегося деспотизмом. Кроме того, накануне из владений уцмия под защиту соседних князей и в Кизляр бежали несколько сотен подвластных ему таркийцев и татов. Пытаясь вернуть их себе, Эмир-Гамза захватил Гмелина заложником и потребовал, или возвращения бежавших, или очень крупного по тем временам выкупа в 30 000 рублей. Комендант Кизляра увещевал уцмия отпустить заложника, но тот твердо стоял на своем.

Из-за плохого обращения и питания Гмелин заболел и с каждым днем ему становилось хуже. Утром 27 июля 1774 г. ему стало совсем плохо и в возрасте 29 лет он скончался.

Михайлов и Баур пытались вывезти тело Гмелина в Кизляр, но сильная жара не позволила сделать этого и они вынуждены были похоронить его в сел. Каякент у подножья небольшого холма. В своем отчете в Академию они писали: «За неимением гвоздей и досок, построению гроба удобных, принуждены были на одной доске его опустить, а двумя сверху прикрыть: а тело в рубашке одной и полотенцами обернув положили: и сим бедным образом отдавши ему честь последнюю отправились в Кизляр».

Лишь на следующий год Екатерина II приказала наказать Эмира-Гамзу; его войска были разбиты, а сам он запросил пощады.

К счастью, Гмелину и его помощникам удалось сохранить и передать в Академию наук все путевые записи с большим количеством ценных наблюдений. Впоследствии все эти записи были обработаны П. С. Палласом и в 1777—1806 гг. изданы в трех томах под названием «Путешествие по России для исследования трех царств природы» (объемом более чем 1300 страниц).

Ботанические описания С. Г. Гмелина касаются особенностей растительного покрова посещенных им местностей и сведений об отдельных растениях, как дикорастущих, так и культивируемых. В его сочинениях, по существу впервые в России, довольно подробно сообщались сведения о флоре и фауне, а также этнографические сведения об Азербайджане и Дагестане.

Интересна судьба могилы С. Г. Гмелина. Лишь в 1861 г. (через 87 лет) академику Б. А. Дорну удалось ее разыскать и сохранить. Она была найдена благодаря суеверию местных жителей; они уверяли, что около села есть могила ученого гяура, которая исцеляет больных лошадей, если их троекратно обвести вокруг нее. Так, суеверие помогло найти могилу ученого. Дорн установил скромный памятник с надписью: «В память академика С. Г. Гмелина, умершего 27 июля 1774 г.». В мае 1903 г. начавший уже разрушаться памятник, был реставрирован и на нем были установлены ограда и железный крест (сохраняющийся и поныне). Помимо надписи Дорна была установлена медная доска с надписью: «Этот памятник, воздвигнутый в 1961 г. акад. Б. А. Дорном на могиле акад. С. Г. Гмелина, первого исследователя природы Дагестана, павшего в 1774 г. жертвою преданности науке».

В настоящее время нет ограды и медной доски, но могила местным населением поддерживается в удовлетворительном состоянии. Современное поколение дагестанцев, среди которых есть и ученые-ботаники, чтит память первого исследователя природы Дагестана.

Б. Д. Алексеев.

Дагестанский
государственный университет,
г. Махачкала.

Получено 20 V 1974.

ХРОНИКА

УДК 58.006 : 58 : 006.16 : 006.12 : 081 (47+57)

БОТАНИЧЕСКИЙ САД БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР ЗА 150 ЛЕТ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ (1823—1973)[1]

G. I. RODIONENKO. THE BOTANICAL GARDEN OF V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R. THROUGH 150 YEARS OF ITS EXISTENCE (1823—1973)

Первый период (1823—1917 гг.)

Наш Ботанический сад (в дальнейшем сад Ботанического института — БИНа) ведет свою историю от указа Петра I 1714 года об организации в Санкт-Петербурге Аптекарского огорода. С 1714 по 1823 г. он именовался «Аптекарским огородом» или «Аптекарским садом», а с 1789 г., находясь в ведении Медико-хирургической академии, был ее подсобным «заведением». «Аптекарский» период в жизни сада ярко и подробно освещен в очерке В. И. Липского (1913), в статьях Е. Г. Боброва, С. Я. Соколова и П. А. Баранова (в сборнике «От Аптекарского огорода до Ботанического института», 1957).

Столица России в первой четверти XIX в., как пишет П. А. Баранов, нуждалась в ботаническом саде, не уступающем садам других столиц. 22 марта 1823 г. состоялся доклад министра внутренних дел графа Кочубея Александру I «Об устройстве Ботанического сада на Аптекарском острове с наименованием его Императорским». Доклад был царем утвержден; с этим связано начало нового периода в жизни сада. В докладе Кочубея сказано, что сад до 1823 г. находился «в самом невыгодном положении и несоответствующим ни пользе. . ., ни приличию», а «всякое публичное заведение должно существовать в возможном совершенстве или вовсе не быть предпринимаемо».

Широкой известностью как в России, так и в Западной Европе пользовался в начале XIX в. Ботанический сад в Горенках под Москвой, основанный графом А. К. Разумовским в 1798 г. В 1822 г. после смерти Разумовского Горенский сад был обречен на гибель. Тогда была выдвинута идея о переводе коллекций живых растений, библиотеки и части служащих во главе с директором Ф. Б. Фишером в Петербург. Практически же для Петербургского сада удалось приобрести только ботаническую часть библиотеки — 900 томов. Тем не менее, как справедливо заметил Е. Г. Бобров (1957, см. сборник — цит. выше), для истории Петербургского ботанического сада деятельность сада в Горенках была очень важна; с переездом из Москвы в Петербург Фишера сюда был перенесен ценнейший опыт Горенок.

В 1823—1830 гг. Сад продолжал находиться в ведении Медицинского департамента Министерства внутренних дел. В первые годы в его обязанности все еще входила поставка лекарственных трав казенному аптекарскому магазину, который размещался в непосредственной близости от Сада, на территории, ныне занимаемой Фармацевтическим заводом и заводом «Красногвардеец». О размахе работ по выращиванию лекарственных трав в саду можно судить по следующим цифрам. В 1827 г. Садом было передано магазину 400 пудов свежих лекарственных трав, в 1829 г. — 260 пудов, в последующие годы поставка лекарственных трав резко сократилась и к 1842 г. была совсем прекращена. Благодаря этому появилась возможность для проведения работ, соответствующих назначению ботанического сада.

Сейчас трудно определить причины, обусловившие столь резкое изменение отношения к Саду со стороны официальных лиц, от которых зависел отпуск средств на его нужды. Существенную роль в этом отношении сыграл опытный и чрезвычайно энергичный руководитель Сада Фишер, но, видимо, были и другие причины. Обильные ассигнования позволили в кратчайший срок, практически в два года, построить огромное каре

[1] Статья публикуется в связи с 250-летием со дня основания Академии наук СССР.

из 25 оранжерей (отдельные из них достигали 15 м высоты) протяженностью в 1.5 км. На строительство оранжерей в 1823—1824 гг. было истрачено 560 000 рублей ассигнациями; кроме того, за 135 000 рублей ассигнациями были выкуплены частные дачи, остававшиеся на территории Сада. Значительные средства были отпущены на постройки и жилые помещения. Ежегодно стали отпускаться средства на приобретение семян, живых растений и гербариев в размере 6500 рублей, на библиотеку — 6000 рублей и на поездки с целью ботанических исследований в пределах России 2500 рублей.

К осени 1824 г. система оранжерей начала функционировать. В них разместилось 5682 вида тропических и субтропических растений, основная масса которых была получена Фишером от частных хозяйств и ботанических садов Западной Европы.

Страшной катастрофой для Сада явилось наводнение 1824 г. Вся его территория оказалась под водой. Нанесен был громадный ущерб питомникам и экспозиционным участкам, ледяная вода хлынула в оранжереи, затопив их на метр и более. У руководителей сада возникла даже мысль о переносе его в незатопляемую часть города к Таврическому дворцу. Однако ущерб, нанесенный наводнением, был довольно быстро устранен. Дальнейшее обогащение оранжерейных коллекций, особенно тропических растений, проводилось в 30-х и 40-х годах XIX в. весьма энергично. Даже в Рио-де-Жанейро был организован филиал Сада, сотрудники которого отправляли в Петербург нужные Саду растения и семена. Бразильский филиал функционировал с 1831 по 1836 г. К 1836 г. в коллекциях Сада насчитывалось до 15 000 видов, из которых 1200 в открытом грунте. К концу 40-х годов XIX в. коллекции Сада были богатейшими в мире. Остается заметить, что еще при Фишере часть парка, примыкавшая к Большой Невке, была спланирована в том регулярном стиле, который ей свойствен и в настоящее время, и засажена древесными породами, сохранившимися до наших дней. На плане остальной территории парка значились участки: 1) местной флоры, 2) арборетума, 3) древесного питомника, 4) двулетников и многолетников, 5) овощей, 6) лекарственных растений, 7) для занятий со студентами.

В то время, когда директором Сада являлся К. А. Мейер (1850—1855 гг.), были перестроены оранжереи северной линии, а в 1853 г. построена специальная оранжерея (№ 18) для культивирования *Victoria amasonica.* В те годы Ботанический сад не имел своих публикаций, за исключением перечня семян, предлагаемых в обмен, — «Delectus seminum» и «Index seminum», который с 1835 г. издавался ежегодно. До 1871 г. перечень семян содержал особое дополнение — описания наблюдений, заметки («Adnotationes», «Animadversiones»), где помещались диагнозы новых видов, отдельные работы по систематике, иной раз даже небольшие монографии. Перечень семян без дополнений стал выходить с 1871 г., когда в бытность Э. Л. Траутфеттера директором Сада началось издание «Трудов С.-Петербургского ботанического сада»; с конца 3-го тома они получили латинский титул.

Не останавливаясь на широко развернувшихся флористических исследованиях (эта сторона работы Ботанического сада подробно освещена в ряде работ — Б. К. Шишкин, 1957; Е. Г. Бобров, 1957; С. Ю. Липшиц, И. Т. Васильченко, 1968), я хотел бы оттенить одну важную для успешного функционирования сада традицию. Абсолютное большинство совершавших научные путешествия сотрудников Сада или лиц, получавших от него дотации на изучение флоры России и сопредельных стран, как правило, доставляли в Сад не только гербарий, но и семена, а зачастую и живые растения (луковицы, корневища и т. д.). Это содействовало быстрому росту коллекций Сада за счет наиболее ценного фонда интродуцентов — образцов, собранных в местах естественного произрастания видов. К сожалению, эта благородная традиция ныне сотрудниками Ботанического института АН СССР, работающими в природе, поддерживается в очень слабой степени.

После смерти К. А. Мейера, в 1855 г. на должность директора был приглашен швейцарский ботаник Э. Л. Регель. Длительный период работы в Саду Регеля требует особого рассмотрения, но прежде всего отметим, что на деятельность Сада сильный отпечаток наложила передача его в 1830 г. в ведение Министерства двора. Смена хозяев сначала очень положительно сказалась на деятельности Сада. Освободившись от обязанности поставлять лекарственные растения, он стал получать больше ассигнований на строительство, пополнение коллекций и на экспедиции. Но приближение Сада к царскому двору имело и существенные отрицательные стороны. Сад был обязан заниматься в первую очередь разведением декоративных растений, торговать ими, брать подряды на устройство парков, цветников, живых изгородей и т. п.

В 1855 г. была введена должность управляющего, которому подчинялся весь персонал Сада; им был назначен барон К. К. Кистер, бывший до этого бухгалтером и секретарем сада. В высших инстанциях было решено, что «чисто научные занятия вовсе не дело Императорского Ботанического сада», и Кистер сосредоточил свою деятельность на практическом садоводстве. Был уволен почти весь научный персонал, кроме Регеля. Вышло «Высочайшее повеление», запрещающее покупать коллекции растений. Несмотря на самоуправство Кистера, лично Регелем была проделана колоссальная работа. Еще в 1852 г. в Цюрихе им был организован журнал «Gartenflora». Регель редактировал его до 1884 г. Им же было организовано «Российское общество садоводства», приступившее к изданию «Вестника Российского общества садоводства».

Регель был не только крупнейшим систематиком (им описано около 1000 новых видов флоры нашего Отечества), но и выдающимся интродуктором. Из его статьи, опубликованной в 1860 г. в «Вестнике Российского общества садоводства», видно, что он значительно ранее Майра (Mayr, 1909) изложил принципиальные основы метода климатических аналогов; однако он сам несколько отошел от этой точки зрения,

признавая возможность изменения нормы требований растения к факторам внешней среды и возможность их продвижения за пределы их естественных ареалов. Его деятельность как интродуктора была тесно связана с многими зарубежными селекционерами, умело использовавшими то, что Регелю удавалось добыть из дикой флоры. Владелец голландской фирмы «Ван Тубергeн» Микаэль Хоох, поддерживающий тесный контакт с нашим Садом, рассказывал мне, что эта фирма до сих пор бережно хранит все письма Регеля. Голландцы продолжают собирать все доступные им сведения о деятельности Регеля.

Возвращаясь к истории Сада, следует заметить, что «противное науке» поведение барона Кистера, к счастью, вскоре закончилось, и в 1863 г. Сад был передан в ведение Министерства государственных имуществ с учреждением Совета, т. е. коллегиального органа управления Садом. После этого особое внимание было обращено на значение ботаники для сельского хозяйства. Из Киева был приглашен профессор, назначенный директором, Р. Э. Траутфеттер. Новое положение Сада позволило усилить в нем научную работу и сделать оранжерейное хозяйство более компактным, требовавшим меньших расходов; было ликвидировано декорационное отделение, занимавшее несколько оранжерей, распродано около 11 000 живых растений из дублетного фонда; перестроено 13 и капитально отремонтировано 5 оранжерей, построена большая пальмовая оранжерея. Значительные работы были проведены на территории парка. Ботанический сад принял тот облик, который в основных чертах сохранился до нашего времени. При Траутфеттере к 1873 г. коллекция живых растений сада была доведена до 21 320 видов и форм.

После ухода Траутфеттера в 1876 г. в отставку директорство вновь принял на себя неутомимый Регель, который оставался на этом посту до своей смерти в 1892 г. Он обладал выдающейся трудоспособностью, ибо одновременно успевал курировать огромную коллекцию живых растений, нес на своих плечах главный труд по изданию «Gartenflora» и возглавлял работу Российского общества садоводства. В «Вестнике Российского общества садоводства» Регелем было опубликовано более 800 статей и заметок. Деятельность Общества была столь успешной, что оно смогло организовать в Петербурге две международные выставки по садоводству (в 1869 и 1884 гг.). Регель считал, что в задачи Сада входит и изучение всех возделываемых в стране растений. Он создал так называемый Помологический сад, находившийся на территории, где ныне расположено Выборгское садоводство Садово-паркового управления Ленгорисполкома (одно время сад этот был известен под названием «Фирмы Регеля и Кессельринга»). Написанная им монография «Русская помология» сыграла существенную роль в развитии и совершенствовании в России сортоводства плодовых культур.

После смерти Э. Л. Регеля некоторое время (1892—1896) директором Сада был А. Ф. Баталин. По его инициативе еще в 1877 г. при Саде была учреждена Станция для испытания семян. Этим было положено основание отечественному семеноведению и контрольно-семенному делу. Станция, существовавшая на личные средства Баталина, была предметом его особой опеки.

В 1896 г. Баталина сменил А. А. Фишер-фон-Вальдгейм, который руководил Садом до 1917 г. В 1899 г. была завершена постройка большой пальмовой оранжереи (№ 26) и большой викторной (№ 28), которая и по сей день является крупнейшей в Европе. К 1905 г. коллекции живых растений достигли рекордной цифры — 27 793 видов и разновидностей. Эти Коллекции, занимавшие парк и размещавшиеся в 28 оранжереях, обслуживало 20 садовых рабочих и 31 работница, трудившихся под руководством 28 садоводов, питомцев садовой школы, организованной в саду в 1889 г. Регелем. В 1915 г. отмечался 25 (точнее 26)-летний юбилей школы, которую окончило 87 садовников, получивших весьма высокую квалификацию (курс занятий с посылкой на практику в лучшие садоводства зарубежных стран длился 4 года). Многие из окончивших школу продолжали работать в саду в годы Советской власти. Традиции этих замечательных садоводов, перенятые молодежью, пришедшей в Сад после 1917 г., ревниво сохраняются и поддерживаются здесь. Эти традиции — одно из самых больших богатств Ботанического сада на берегах Невы.

Второй период (1917—1941 гг.)

Хозяйственная разруха, охватившая страну к концу первой мировой войны, в сильнейшей степени отразилась и на Ботаническом саде. К весне 1917 г. в оранжереях погибли редкие виды тропических папоротников, более половины видов бромелиевых и ароидных. В зиму 1917 г. перестали функционировать оранжереи 7—14, 21, 23 и 24, викторная и большая пальмовая. Кадочные растения из этих оранжерей, за исключением слишком крупных экземпляров пальм (виды родов *Livistona*, *Acanthoriza*, *Caryota*), были перенесены в оранжереи, в которых усилиями садоводов продолжала поддерживаться жизнь. Пришел в упадок и парк-музей: многие древесные и кустарниковые породы погибли, газоны и коллекции травянистых растений заросли сорняками, значительная часть территории была занята под огороды.

В этот чрезвычайно трудный для Сада период директором его был Б. Л. Исаченко, а его заместителем В. Л. Комаров, которому было поручено заведование отделом живых растений (собственно Ботаническим садом). По окончании гражданской войны работы в Саду начинают быстро активизироваться. К 1921 г. уже функционировало 16 оранжерей, восстанавливается викторная, в которой впервые выращивается наша дальневосточная *Euryale ferox.* В открытый грунт поступают партии декоративных

травянистых многолетников. В 1923 г. Исаченко для пополнения коллекций командируется за границу. В 1924—1925 гг. в Сад поступают значительные партии тропических и субтропических растений из бывших дворцовых и частных оранжерей (из Детского села, ныне г. Пушкина, из Таврического садоводства, из частных оранжерей Дурново, Брусницына и др.).

Структурными единицами Ботанического сада в то время были: 1) подотдел культур, ведавший растениями закрытого и открытого грунта с «семинарием» (сбор и хранение семян, обменные операции); 2) подотдел таксономии, в задачи которого входило определение видового состава коллекций, а также их каталогизация, фенологические наблюдения, демонстрация коллекций (при подотделе имелся штат экскурсоводов); 3) подотдел экспериментальной морфологии и экологии растений, занимавшийся изучением их изменчивости, формообразования и размножения. Персонал отдела состоял из 6 научных сотрудников, группы экскурсоводов и 63 садоводов и рабочих. На отпущенные правительством средства к 1925 г. были восстановлены все оранжереи, построена общая для них котельная.

Ботанический сад до 1931 г. находился в ведении Народного комиссариата земледелия РСФСР и вначале назывался Главным ботаническим садом РСФСР, а затем Главным ботаническим садом СССР. В 1930 г. он был передан Академии наук СССР, а в 1931 г. объединен с Ботаническим музеем АН СССР в Ботанический институт АН СССР, директором которого был назначен Б. А. Келлер. Ботанический сад получил наименование Отдела живых растений, а в дальнейшем Отдел был переименован в отдел Ботанический Сад. Заведование им было поручено А. П. Ильинскому. В 1934 г. заведование перешло к Н. В. Шипчинскому, а в 1938 г. — к С. Я. Соколову.

Говоря о научно-просветительной деятельности Сада в разные периоды его существования, следует отметить, что он всегда был открыт для посетителей. Так, в «Месяцеслове на 1856 г.» (стр. 336, § 10) сказано: «Императорский ботанический сад. Вход открыт для всех посетителей ежедневно от 7 часов утра до 10 часов вечера. Оранжереи же сего сада можно посетить только по воскресеньям и табельным дням (по праздникам, — *Г. Р.*) в сопровождении одного из дежурных садовников от 10 часов утра до сумерек. Как для входа в Сад, так и для обозрения оранжерей никаких билетов не требуется». В помощь посетителям были созданы путеводители (Регель, 1873; Липский, 1900; Фишер-фон-Вальдгейм, 1905; Липский, 1913; Комаров, 1919).

Как указывает С. Я. Соколов (1955), с 1909 по 1914 г. по инициативе межкружковой студенческой организации Петербургского университета в праздничные дни по оранжереям Сада проводились экскурсии рабочих воскресных школ. Экскурсиями руководили студенты-ботаники Л. Г. Раменский, П. В. Мальчевский, А. Н. Данилов и другие. Основной темой была борьба растений за существование. С марта 1914 г. были организованы специальные экскурсии по саду и оранжереям под руководством лекторов М. М. Ильина, Е. И. Кикадзе, Н. В. Шипчинского. В 1915 г. ими было обслужено около 900 человек.

В 1922 г. по инициативе В. Л. Комарова впервые была создана группа экскурсоводов-ботаников, приступивших к систематической культурно-просветительной работе. В 1935 г. был организован культурно-просветительный сектор; к работе в этом секторе было привлечено около 15, а в 1939—1940 гг. до 20 экскурсоводов. Методические записки для экскурсоводов строились с учетом программ ботаники в средней школе, в университетах и в специальных учебных заведениях. Экскурсии велись как в оранжереях, так и в парке-музее. За год в предвоенные годы проходило до 150 тысяч организованных экскурсантов. В. В. Ухановым в 1936 г. был опубликован краткий справочник по дендрологической коллекции парка. Постановлением Ленинградского облисполкома от 24 августа 1931 г. парк-музей БИНа был включен в число объектов, состоящих под государственной охраной.

Уханов (1936) совершенно справедливо считал, что наш парк должен представлять своеобразную лабораторию, где, с одной стороны, надо испытывать иноземные и местные деревья, кустарники и травянистые растения на их выносливость к климату, разнообразным почво-грунтам, к загрязненности воздуха (дымоустойчивость) и т. д., с другой — следует отбирать и создавать новые сорта, ценные для зеленого строительства, лесного хозяйства и других отраслей народного хозяйства.

К 1941 г. коллекции Сада (Соколов, 1957) состояли из 780 древесных пород, растущих в парке, 4000 видов, форм и сортов травянистых растений открытого грунта и 6367 [1] видов и форм субтропических и тропических растений, размещенных в 25 оранжереях.

Третий период (с 1941 г. по настоящее время)

Суровые годы Великой Отечественной войны 1941—1945 гг. и 900-дневной блокады Ленинграда оставили тяжелый след. 15 ноября 1941 г., как пишет очевидец, С. Я. Соколов (1957), между 17-й и 26-й оранжереями упала крупная авиабомба, взрывной волной разрушив кровли 16-й, 17-й, 18-й и 26-й оранжерей. Катастрофа произошла в морозные дни при температуре от 8 до 14°. Все, что можно было унести, было перенесено в еще оставшиеся оранжереи, в музей, в квартиры сотрудников. Тепло в оранжереях

[1] Анализ инвентаризационных книг, выполненный в 1970 г. С. С. Морщихиной, позволяет считать, что в предвоенные годы состав коллекции оранжерей не превышал 5000 видов.

поддерживалось времянками и кострами в надежде, что будет возобновлена подача тока, необходимого для электромоторов, обеспечивавших подачу горячей воды из котельной. Подача электрического тока не возобновилась, котельная полностью вышла из строя и к 8 января 1942 г. большинство растений в оранжереях замерзло, а 24—25 января та же участь постигла и растения, размещенные в промерзших помещениях Музея. Кое-как продолжала поддерживаться жизнь только в двух оранжереях, в так называемой разводочной (22) и в одном из отсеков 2-й оранжереи, куда тепло и дым подавались от котла, обслуживавшего прачечную.

Так, в зиму 1941—1942 гг. погибла крупнейшая в СССР и одна из ценнейших в мире коллекция оранжерейных растений. Борьба за сохранение ее остатков продолжалась весь период блокады: от побитых морозом растений брались для укоренения почки, черенки, добивались получения всходов от залежалых семян, некоторые виды папоротников буквально удалось «воскресить» посевом спор, взятых с гербарных листов (*Todea barbara*) или с вай у замерзших растений. В этот тяжелейший период количество видов и особей живых, «оживленных» и вновь гибнущих растений то возрастало, то вновь падало.[1] По данным С. С. Морщихиной (которая учитывала данные инвентаризационных книг), к концу войны в оранжерейных коллекциях сада насчитывалось только 270 видов, из них 200 были видами сем. *Cactaceae*, спасенными Н. И. Курнаковым.

Несмотря на эвакуацию значительного числа сотрудников БИНа из Ленинграда, Сад потерял в годы блокады талантливого дендролога В. В. Уханова, квалифицированнейших садоводов И. И. Тимофеева, П. В. Чернышева, М. П. Петрова, В. С. Докина, А. Ф. Цвинского, В. М. Садовничего, Калябина; не вернулись с полей сражений В. В. Рудомино, братья Т. Г. Шантырь и В. Г. Шантырь, М. Г. Андрианов и многие другие.

Началом периода интенсивного восстановления коллекций следует считать 1946 г., когда благодаря усилиям Г. И. Родионенко, А. А. Князева и других сотрудников шестью вагонами была доставлена первая партия крупномерных субтропических растений из Сухуми. Эта партия растений, представленная 220 видами в количестве 1736 экземпляров, позволила существенно восстановить экспозицию субтропиков и открыть в 1948 г. для обозрения четыре оранжереи.

В 1948 г., когда заведование Садом вновь было передано С. Я. Соколову, тропические коллекции пополнились 730 экземплярами 170 видов бразильской флоры, привезенными Б. К. Шишкиным, Л. Ф. Правдиным, С. В. Юзепчуком и Л. Е. Родиным. Многие из них, пробыв длительное время на палубе теплохода и потеряв листву, производили впечатление совершенно погибших. Однако многолетний опыт и виртуозное искусство позволили садоводу С. Н. Колмину восстановить к жизни почти всю партию бразильских растений.

Субтропические оранжереи в 1953 г. усилиями Г. И. Родионенко, В. П. Каверзнева и Я. В. Рагузского были пополнены новой крупной партией растений, доставленных тремя вагонами с Черноморского побережья Кавказа. Фонды тропических растений, как правило, пополнялись за счет семян, поступающих в порядке обмена, и коллекторских сборов, которые выполнялись ботаниками при посещении ими тропиков. Так, в 1954 г. поступила партия семян (82 вида), собранных П. А. Барановым и Л. Ф. Правдиным в Тропической Африке, в 1955 г. поступили семена от В. Н. Сукачева: 36 видов, собранных в Индии, и 43 вида, собранных в Китае. Много семян (1200 образцов) было собрано Н. А. Аврориным в Индии в 1961 г. и в Демократической республике Вьетнам в 1963 г., а также С. Г. Сааковым (199 образцов) в Индонезии в 1962 г. и на Кубе в 1966 г. Основная же масса редких тропических растений, составляющих основу экспозиций восстановленных оранжерей, выращена из семян, полученных в порядке обмена. Выращивание тропических растений из семян в Ленинграде, с его длинной и темной зимой — весьма нелегкая задача. И с ней в течение 29 лет успешно справляется садовод В. Н. Галахова. Через ее руки прошла $^1/_3$ современной коллекции сада.

Субтропические фонды оранжерей ежегодно пополняются богатыми сборами семян с Черноморского побережья Кавказа, которые проводит Ф. С. Пилипенко. Об интенсивности, с которой наращиваются коллекции закрытого грунта в послевоенные годы, говорят итоговые показатели. Если к 1945 г. в них насчитывалось 283 вида, то к 1960 г. число их возросло до 2500, а к 1973 г. — до 3500 видов, представленных 30 000 экземплярами.

Не умаляя значения парка-музея как базы культурно-просветительной работы и излюбленного места отдыха трудящихся, заметим, что в Ленинграде наибольшей

[1] С. Я. Соколов (1957), приводя для осени 1943 г. цифру 1425 видов, представленных 11 927 экземплярами живых растений, берет ее, по-видимому, из статьи Н. И. Курнакова «Опыт восстановления коллекции кактусов» (Сб. научн. работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны, 1946). Но есть основание полагать, что эта статья, опубликованная в 1946 г. (Курнаков погиб в 1944), была написана не самим Курнаковым. Количество видов, фигурирующих в ней (1425), явно завышено; слишком большая итоговая цифра живых растений (11 922), по мнению свидетеля блокады А. А. Князева, объясняется тем, что эта цифра выражает собой не только количество живых коллекционных экземпляров, но также общее количество укорененных черенков или других частей растений, всходов и вообще всего, в чем еще теплилась жизнь.

популярностью пользуются все-таки оранжереи и в первую очередь растения, размещенные в тропическом полукольце.

В 1953—1956 гг. на отпущенные правительством средства (600 000 рублей в теперешнем исчислении) фактически заново, большей частью с увеличением габаритов, восстановлены 18 из 25 оранжерей. В связи с постройкой нового здания музея оранжерея № 5 была упразднена. Оранжереи №№ 9 и 25 были упразднены ранее в связи с неоднократной реконструкцией строений Сада.

Основной принцип при пополнении оранжерейных коллекций — максимальный охват семейств и родов, представляющих важные в филогенетическом отношении звенья системы высших растений. Современная коллекция оранжерей, насчитывающая 3500 видов (довоенная включала около 5000 видов), на 22 семейства превышает довоенную. Экспозиции строятся по эколого-географическому и, частично, по систематическому принципу. В последние годы в создаваемых или реконструируемых экспозициях большое внимание уделяется их эстетической стороне. Сильно сдерживает возможности роста коллекций (особенно тропических растений) отсутствие карантинной оранжереи (она запланирована к постройке на 1976 г.).

Коллекционные фонды в настоящее время размещены в 24 оранжереях (см. рисунок) в следующей последовательности. 15-я оранжерея: первое, более прохладное, отделение занимают древовидные папоротники из высокогорных районов Бразилии и Перу; второе — папоротники преимущественно тропических лесов Азии, Австралии, Ю. Америки. Среди 20 видов селагинеллы один, африканский, вид *Selaginella vogelii*, сохранился из довоенной коллекции, пережив блокадную катастрофу; третье отделение занято представителями порядка *Cycadales* (8 родов и 10 видов). Гордостью коллекции является исключительно редкий вид с Кубы — *Microcycas calocoma*,[1] подаренный в 1966 г. Академией наук Кубы. 16-я оранжерея: растения пустынь и засушливых областей Африки и Америки. Листовые суккуленты представлены видами *Lithops*, *Conophytum*, *Gibbaeum*, *Crassula*, *Aloe*, *Agave* и др. Особый колорит экспозиции придают крупные экземпляры стеблевых суккулентов из рода *Euphorbia*. Привлекает внимание знаменитая *Welwitschia mirabilis*. Особенно обильно представлены виды кактусов, пользующихся исключительным вниманием у экскурсантов. В июне, когда зацветает кактус «царица ночи» (*Selenicereus grandiflorus*), выстраиваются огромные очереди желающих посмотреть цветение этого удивительного растения, культивируемого у нас с 1857 г.

Как сказано выше, кактусам в период блокады повезло. Удалось сохранить около 200 видов из ценнейшей довоенной коллекции. В послевоенный период усилиями замечательного садовода Н. Г. Вьюгиной, ее помощников и научного сотрудника Р. А. Удаловой создана одна из самых богатых в СССР коллекций кактусов, насчитывающая более 1000 видов и форм (фонды 24-й оранжереи).

Растения саванн и муссонных лесов, среди которых много листопадных, растут в кадках, а частично высажены в грунт в 17-й оранжерее. Экспозиция находится в периоде становления, многие из экспонатов, в том числе и знаменитый баобаб *Adansonia digitata* (посеян в 1959 г.), еще не достигли «демонстрационных» размеров, хотя виды таких гигантских злаков, как *Thysanoloena maxima*, уже с успехом могут демонстрироваться. Наиболее яркое впечатление остается от экспозиций, размещенных в двух смежных оранжереях — 18-й и 26-й (большой пальмовой, самой вместительной и самой высокой — 26 м). Высота последней позволяет многие растения тропического дождевого леса высаживать в грунт. При этом размеры некоторых из них приближаются к натуральным. Так, виды *Musa* достигают в оранжерее 26 бóльших размеров, чем *Musa sapientum* в парках Черноморского побережья Кавказа; в купол оранжереи уперлись кроны мощных растений *Dendrocalamus hookeri*, привезенных Н. А. Аврориным в виде отрезков корневищ в 1963 г. из ДРВ. Великолепны пальмы (123 вида). Пальмы входят в экспозицию многих оранжерей, но в Большой пальмовой оранжерее они доминируют над остальными видами. Великолепны экземпляры из родов *Archontophoenix*, *Howea*, *Chrysalidocarpus*, *Caryota* и других, создающие здесь, на 60° с. ш., полное впечатление того, какими они являются на своей родине, в тропиках. Нельзя не отдать должного садоводу Н. Н. Арнаутову и его помощникам, которые добились столь хороших результатов, культивируя капризные тропические растения в оранжереях устаревших конструкций в условиях несовершенного теплового и светового режима.

Сравнительно небольшая оранжерея 27 отведена под впервые создаваемую С. С. Морщихиной экспозицию тропических растений морских побережий в тропиках. Здесь красуется молодой экземпляр *Cocos nucifera*, выращенный из ореха, привезенного в 1959 г. ленинградскими моряками. Он возглавляет экспозицию, в которой представлены два вида *Barringtonia* и сопутствующие им виды *Calophyllum inophyllum*, *Hibiscus tiliaceus* и другое замечательное растение из сем. *Polygonaceae* — *Coccoloba uvifera*, а также один из видов мангровых Атлантического побережья Америки — *Conocarpus erecta*.

В коллекции имеется семь видов мангровых. Начало ей положил Н. А. Аврорин в 1963 г., привезший из ДРВ проростки *Bruguiera gymnorhiza* — представителя мангровы бассейна Индийского океана. Проростки знаменитой *Rhizophora mucronata*

---

[1] В этой статье названия растений приводятся по аннотированному каталогу «Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР» (1973 г.). Авторы видов и родов для краткости нами опущены.

доставлены в сад в 1965 г. моряками теплохода «Николаев». Больших трудов стоило Морщихиной не только достать, но и освоить культуру мангровых растений. Виды наиболее характерного рода мангровы *Rhizophora* гибнут в оранжерее при малейших зимних перепадах температуры. Их культура пока вполне освоена только в малогабаритной оранжерее 22, где водоем снабжен электроподогревателями, автоматически поддерживающими температуру на заданном уровне.

Викторная оранжерея 28 с ее 12-метровым (в диаметре) бассейном, приспособленным под культуру водных и болотных растений тропиков, пользуется исключительным вниманием у посетителей. 120 лет культивируется в Саду *Victoria amazonica*, и каждый год это изумительное многолетнее растение выращивается из семян. Посев производят в январе, в разводочной оранжерее, а в апреле сеянцы переносят в бассейн. В июле, когда диаметр листьев достигает 1—1.5 м, появляются бутоны. Опыт большой викторной оранжереи и приемы культуры в ней *Victoria amazonica*, *V. cruziana*, многих видов *Nymphaea* (более 20) и других представителей сем. *Nymphaeaceae* стал достоянием большинства ботанических садов СССР. Экскурсанты в оранжерее 28 знакомятся не только с богатейшей коллекцией нимфейных, им предоставляется возможность познакомиться и с главными культурными растениями тропиков: *Colocasia antiquorum*, *Oryza sativa*, *Saccharum oficinarum*, *Dioscorea macroura* и др.

Заключительную часть экскурсионного маршрута по тропикам составляют экспозиции оранжерей 19, 20, 21. Здесь представлены травянистые и древесные виды, используемые человеком в качестве плодовых, декоративных, технических и лекарственных растений.

Живописная экспозиция показывает дикие виды бегоний и их культурные формы. Большую часть 19-й оранжереи занимает коллекция сем. *Bromeliaceae*, к которому принадлежит ананас *Ananas comosus*. Здесь представлена группа ядовитых и лекарственных растений, среди которых — знаменитые анчар *Antiaris toxicaria*, строфант *Strophanthus hispidus*, хинное дерево *Cinchona succirubra*, кокаиновый куст *Erythroxylum coca*.

В качестве главных экспонатов демонстрируются плодоносящие шоколадное и кофейное деревья *Theobroma cacao* и *Coffea arabica*, доставленные в Сад из Бразилии в 1947 г.; здесь же находятся дынное дерево *Carica papaya*, манго *Mangifera indica*, впервые зацветшая в 1973 г. Из видов, служащих источником пряностей, экспонируются *Vanilla mexicana*, *Piper nigrum*, *Zingiber officinale*, *Elettaria cardamomum*, *Cinnamomum zeylanicum* и др.

Выращивается в этой оранжерее и хлебное дерево — *Artocarpus integer*. В оранжерее 21, замыкающей полукольцо тропических оранжерей, демонстрируются насекомоядные растения (виды родов *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Dionaea*), виды сем. *Araceae*, *Gesneriaceae*, *Orchidaceae*, *Piperaceae*. Они вызывают повышенный интерес со стороны посетителей. Коллекция насекомоядных растений послужила объектом для двух научно-популярных фильмов: «Растения-хищники» и «На грани двух миров» (режиссер Г. А. Бруссе, научный консультант Г. И. Родионенко). Последний из них во Флоренции удостоен двух международных премий. В темные зимние дни яркие краски орхидей производят сильное впечатление на экскурсантов, заканчивающих осмотр тропического полукольца оранжерей.

Так называемое северное полукольцо оранжерей с субтропическими растениями состоит из последовательно соединенных семи оранжерей (1, 2, 3, 4, 6, 7, 8). В четырех из них (3, 4, 6, 7) не хватает света, так как одной стороной они примыкают к глухой стене. Оригинальна и очень эффектна конструкция 14-метровой оранжереи 1. Она была передана Саду в 1927 г. Таврическим садоводством.

Композиционно наиболее удачно выполнена экспозиция оранжерей, в которой демонстрируются главные культуры влажных субтропиков: чай *Camellia sinensis* и цитрусовые, а также сопутствующие им в культуре растения: *Punica granatum*, *Ficus carica*, *Persea grattissima*, *Acca sellowiana*, *Eriobotrya japonica*, *Laurus nobilis*, *Phormium tenax* и др. Особый интерес представляет 3-метровый древовидный папоротник *Alsophila cooperi*, выращенный из спор в 1948 г. Хотя он и является «инородным телом» для экспозиции советских субтропиков, но условия оранжереи 1 для этого редкого экземпляра оказались наиболее подходящими.

В оранжерее 2 экспонируется 120 видов субтропических хвойных. Многие виды, относящиеся к сем. *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, показали достаточную устойчивость к недостатку света. Больше страдают от недостаточной освещенности виды сем. *Pinaceae*.

В оранжереях 3 и 4 демонстрируются растения, культивируемые и дикорастущие в странах Средиземноморья, в Ю. Африке, субтропических районах Америки, на Канарских островах. Экспозиция двух последних оранжерей органически связана с экспозицией 1-й и 2-й оранжерей.

Несколько обособленное положение занимает экспозиция вересковых (оранжерея 6). Она построена по систематическому принципу, но составляющие ее виды в основном происходят из субтропических районов. Особенно богато представлен род *Rhododendron* (120 видов). Коллекция пользуется большим вниманием у посетителей, и в период цветения (март—апрель) поток экскурсантов устремляется именно сюда, к цветущим куртинам рододендронов и азалий. В оранжерее сохранилось несколько экземпляров, перенесших блокаду Ленинграда, например 80-летний *Rhododendron ponticum*.

В последних двух оранжереях (7 и 8) экспонируются растения субтропиков Австралии, Новой Зеландии и Восточной Азии. Богато представлен набор видов *Eucalyptus*,

Acacia, *Podocarpus*, видов сем. *Araliaceae*, *Arecaceae*, *Taxodiaceae*, *Lauraceae*, *Rubiaceae*, *Rutaceae*.

Заканчивается маршрут небольшим японским садиком (последнее отделение оранжереи 8), где с большим вкусом (архитектор Н. А. Ильинская) расставлены каменные фонари и карликовые горшечные растения, многим из которых по 80 и более 100 лет (*Acer palmatum*).

Остановимся теперь на деятельности коллектива сотрудников Ботанического сада.

Из старых ботанических садов мира наш Сад является единственным, расположенным в столь суровом климате, на 60° с. ш. Ботанические сады Норвегии и Швеции, находящиеся примерно на той же широте, имеют несравненно более мягкие условия для перезимовки как древесных, так и травянистых растений. К тому же он расположен в центре огромного промышленного города, и растения, особенно хвойные, испытывают воздействие атмосферы, загрязненной копотью и промышленными газами. К счастью, в послевоенное время в связи с переводом промышленных котельных на газ задымленность уменьшилась и продолжает уменьшаться, что положительно сказалось на посадках хвойных в нашем Саду и позволило рекомендовать их для использования в Ленинграде. Коллекции растений, прошедших испытание в открытом грунте Ботанического сада, представляют большой научный и практический интерес.

Суровые зимы, предшествовавшие войне 1941—1945 гг., и период блокады, когда парк был в значительной части использован под огороды, а уход за его насаждениями фактически прекратился, нанесли серьезный урон коллекциям растений открытого грунта. Кроны и стволы многих ценных деревьев были изувечены осколками. Еще и сейчас, гуляя по парку, можно видеть на стволах многих деревьев следы тяжелых ранений.

По данным С. Я. Соколова (1957), к 1945 г. в парке оставалось не более 450 видов и форм древесных пород, а на альпийских горках и в питомниках уцелело лишь около 800 видов травянистых многолетников.

Усилиями дендрологов С. Я. Соколова, Б. Н. Замятнина, Л. И. Рубцова и А. Г. Головача, курирующего парк с 1948 года, при участии садоводов В. П. Каверзнева, В. С. Турукина, В. И. Шульгиной и других, его коллекции древесных растений удалось в сравнительно короткий срок не только восстановить, но и значительно пополнить. К 1957 г. в парке экспонировалось 614 древесных пород, в питомниках культивировалось около 1000. В 1961 г. (Замятнин, 1961) в парке насчитывалось уже 650 видов и форм деревьев и кустарников.

Сейчас в открытом грунте Сада, с учетом его питомника в Отрадном (на Карельском перешейке), выращивается около 2000 видов, форм и сортов древесных растений.

Деятельность научных сотрудников Сада имеет ряд специфических черт, не свойственных работе сотрудников других отделов БИНа. Вот основные элементы, из которых складывается работа научного сотрудника Сада: каждодневная неустанная опека над растениями курируемой коллекции; поиски путей и мероприятия по ее пополнению; анализ причин гибели интродуцентов; более точное определение образцов по мере достижения растениями репродукционной фазы; организация наблюдений над растениями; систематизация собранных сведений и другие элементы научного поиска с целью полной характеристики изучаемых растений, разработка научного и художественного аспектов экспозиций (Сад не имеет своего художника); удовлетворение нескончаемого потока просьб и заявок от населения и организаций на семена, черенки, маточные растения; беседы, лекции, письменные и устные консультации. К этому следует добавить комплекс обязанностей, общих для всех научных сотрудников (составление планов, отчетов, сводок, подготовка статей и т. п.).

Характеризуя предвоенную научную работу сотрудников Сада, С. Я. Соколов (1957) справедливо отметил, что она в сущности проводилась в плане работ Отдела систематики и географии растений. В 1938 г., заняв пост заведующего Садом, Соколов с присущей ему энергией стал направлять усилия сотрудников Сада на проведение работ, связанных с зеленым строительством и интродукцией растений. В его статьях (1950, 1955) изложена принципиальная позиция коллектива Ботанического сада по затронутому вопросу. С февраля 1942 г., в связи с эвакуацией Соколова, заведование садом принял на себя Н. В. Шипчинский, перенесший весь период блокады Ленинграда. Первый этап восстановительных работ Сада был выполнен под его руководством. С 1948 по 1960 г. Садом снова заведовал С. Я. Соколов, с 1960 по 1970 г. — Н. А. Аврорин, с 1970 г. заведование садом перешло к автору настоящей статьи.

По инициативе С. Я. Соколова коллектив Сада приступил к созданию капитальной сводки, посвященной итогам интродукции древесных пород в СССР. С 1949 г. Сад начал публикацию шеститомного издания «Деревья и кустарники СССР, дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции», 6-й том которого вышел в 1962 г.

Выполнить задуманное за столь короткий срок удалось только благодаря организаторским способностям С. Я. Соколова, сумевшего объединить усилия авторского коллектива дендрологов Советского Союза (в написании этого труда приняло участие 107 человек). В связи с работой над этой сводкой С. Я. Соколов и О. А. Связева начали исследование ареалов древесных пород СССР. В 1965 г. ими были опубликованы 2 работы: «География древесных растений СССР» и «Хорология древесных растений». Сданы в печать 1-й и 2-й выпуски атласа «Ареалы деревьев и кустарников СССР» (редактор В. И. Грубов).

Крупным вкладом в теорию и практику интродукции растений в СССР являются 10 сборников, подготовленных Ботаническим садом (Труды БИН АН СССР, сер. VI, Интродукция и зеленое строительство, вып. 1—10, 1960—1970 гг.).

После войны коллективом Сада выполнена большая работа — консультации проектов строящихся ботанических садов в различных районах страны. С 1952 по 1958 г. Ботанический сад ежегодно рассматривал и давал заключения о планах научно-исследовательских работ ботанических институтов и ботанических садов СССР в области интродукции и акклиматизации растений. Затем координацию интродукционных работ взял на себя Главный ботанический сад АН СССР в Москве. В 1953 г. Ботаническим садом было проведено Всесоюзное совещание по теории и методам акклиматизации растений. Доклады Совещания вышли из печати в 1957 г. В 1956 г. Ботанический сад организовал Всесоюзное совещание по введению в культуру новых видов полезных растений («Новые полезные растения», 1956). С. Я. Соколов содействовал организации авторских коллективов для составления дендрофлор Прибалтики, Кавказа, Средней Азии, Дальнего Востока.

В послевоенные годы Ботанический сад стал уделять большое внимание зеленому строительству и обогащению ассортимента декоративных растений. В 1949 г. в Ленинграде по его инициативе было проведено Всесоюзное совещание по зеленому строительству. В указанном направлении особенно усердно работает А. Г. Головач, опубликовавший около 70 работ по вопросам озеленения, в том числе три книги: «Газоны, их устройство и содержание» (1955); «Озеленение сельских населенных мест» (1-е изд. 1959, 2-е изд. 1967); «Лианы, их биология и использование» (1973). В парке им создана коллекция деревянистых лиан (57 видов).

Общим для большинства научных сотрудников Сада является то, что они с большей или меньшей активностью содействуют пополнению живых коллекций, т. е. занимаются интродукцией. Изучая морфологию и биологию интродуцента в онтогенезе, сотрудники Сада располагают большими возможностями для сбора дополнительной информации о тех таксонах, которые выбраны ими для исследования. Как показывает опыт послевоенной работы Сада, многим из его сотрудников (тем, кто занимается монографическим изучением отдельных групп растений) удалось собрать весьма богатую и ценную в научном отношении информацию, послужившую основой для публикации ряда работ — А. С. Лозина-Лозинской о видах *Primula* (1952, 1953, 1955), О. М. Полетико о *Hemerocallis* и *Campanula* (1952, 1955), Ю. А. Лукса о *Chaenomelis*, М. Н. Тихоновой о видах *Orchidaceae* (1970, 1971), М. В. Барановой о *Hyacinthus* (1965) и *Lilium* (1966, 1971, 1973), Р. А. Удаловой о кактусовых (1960, 1970, 1973), Н. Г. Рытовой о *Poa* и *Festuca* (1967, 1969, 1972), Ф. С. Пилипенко об *Eucalyptus* (1951, 1960, 1962, 1969, 1970), Г. И. Родионенко о видах *Iris* (1961, 1962, 1963, 1967), С. Г. Саакова о видах сем. *Arecaceae* (1952, 1954) и рода *Rosa* (1972, 1973).

В качестве докторских диссертаций были защищены следующие работы: исследования Ф. С. Пилипенко о видах *Eucalyptus*, выполненные на опорном пункте БИНа в Сочи (этот опорный пункт с крупнейшей в СССР коллекцией эвкалиптов, организованный П. А. Барановым, функционировал с 1950 по 1957 г.); работа Г. И. Родионенко о роде *Iris* (1961), выполненная на основе созданной им уникальной коллекции видов и сортов рода (через нее с 1949 по 1973 г. прошло 6866 образцов); работа С. Г. Саакова (1954) о видах сем. *Arecaceae*, интродуцированных в оранжереи Сада (130 видов).

Созданная З. Т. Артюшенко коллекция ранневесенних многолетников послужила основой для ее книги «Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта» (1963). Уже перестав быть сотрудником Сада, Артюшенко опубликовала монографию «Аммариллисовые СССР» (1970), защитив ее в качестве докторской диссертации. Активно работает над изучением рода *Lilium* М. В. Баранова, опубликовавшая на эту тему 21 работу. На базе созданной ею коллекции (45 видов и 200 сортов) и на материалах экспедиционных поездок в природу Баранова работает над монографией этого рода.

Крупным вкладом в интродукцию, селекцию и познание биологии тюльпанов являются работы З. М. Силиной, начатые ею в 1946 г. Ею опубликовано 25 работ. Через коллекцию, созданную Силиной, прошло 3600 образцов, несколько сот видов, форм, сортов и гибридов ее селекции. Ей принадлежит первый опыт перенесения коллекции тюльпанов в производственные условия — в совхоз «Скреблово» (Лужский район Ленинградской области).

Существенную роль в Саду играют коллекции каменистых горок, размещенных на территории, примыкающей с запада к большой пальмовой и викторной оранжереям. Созданный в 1900 г., расширенный и реконструированный в 1924—1928 гг. альпинарий, демонстрирующий травянистые растения высокогорий, неизменно пользуется вниманием у посетителей парка. Растения альпинария и связанной с ним коллекции многолетников составляют главную базу для семенной лаборатории. Из довоенной коллекции растений горок, насчитывавшей более 2000 видов, к 1945 г. уцелело 186 видов. Среди утерянных образцов было немало эндемичных, реликтовых или редких видов, а также растений, культивирование которых представляет большие трудности. Восстановление этой коллекции явилось нелегким делом. В результате усилий кураторов альпинария О. М. Полетико (1934—1964 гг.) и заменившей ее Т. В. Шулькиной, активной помощи ботаников БИНа (собиравших эндемичные виды нашей флоры) и исключительному мастерству садоводов Ф. И. Верюжской и О. М. Спорягиной коллекции горок были восстановлены. Их рост характеризуют следующие цифры: в 1955 г. — 1100 видов, в 1960 г. — 1800, в 1973 г. — 2133 вида и формы. Шулькиной опубликована серия работ по использованию высокогорных многолетников (1961—1963, 1973) и публикуется книга «Каменистые сады».

В прежние годы часть оранжерейных растений летом выносилась в открытый грунт, на территорию «северного двора» (участок, прилегающий к оранжереям северного полукольца). Опыт послевоенных лет показал, что от этого трудоемкого приема можно

смело отказаться. Высвободившаяся территория была занята под экспозиции травянистых декоративных многолетников. Усилиями Г. И. Родионенко при участии Л. Г. Синкевич, Р. Д. Зубова и А. Н. Зексель здесь в 1963 г. была создана экспозиция первого в СССР Иридария, пользующегося у посетителей большим вниманием. В иридарии в 1973 г. экспонировалось более 100 видов и 400 сортов ириса (другие роды касатиковых в коллекции представлены в незначительном количестве). К иридарию примыкает небольшой, но чрезвычайно интересный экспериментально-экспозиционный участок «Полиплоидные растения», созданный Т. С. Матвеевой и ее помощницей З. В. Голенковской. Матвеева многие годы занимается интродукцией и разработкой методики получения полиплоидных растений; ею опубликована серия статей по этой теме (1959, 1970, 1971). Здесь же М. В. Барановой закладывается новый экспериментально-экспозиционный участок — лилиарий, призванный показать видовой состав рода *Lilium* и ассортимент этой культуры.

Исследования сотрудников Сада, занимающихся монографическим изучением травянистых растений, легли в основу редактируемой Н. А. Аврориным капитальной сводки «Травянистые декоративные растения СССР, дикие, испытанные в культуре и перспективные для интродукции». Рукопись первого тома, охватывающего однодольные, уже готова. Начата подготовка следующих разделов многотомника. Нужда в подобном справочнике очень велика.

Если для популяризации ботанических знаний среди широких слоев населения коллекции оранжерей используются весьма энергично (ежегодно через них проходит 150—170 000 организованных посетителей), то этого пока сказать нельзя об интенсивности использования богатейших фондов оранжерей для научных целей. Это является слабой стороной в работе Сада. Положительными примерами научного использования богатств коллекций оранжерей служат работы С. Г. Саакова о пальмах и М. Н. Тихоновой, изучившей закономерности морфогенеза вегетативных побегов орхидей (1972), а также исследования Н. И. Ляшенко, опубликовавшей монографию по биологии спящих почек (1964) и продолжившей на оранжерейных объектах изучение ветвления вегетативных органов.

Энергично работают над пополнением коллекций С. С. Морщихина и Р. А. Удалова, удачно сочетая кураторскую работу в оранжереях со сбором ценных данных для научных целей. Удалова исследует онтогенез у большой группы суккулентов. Совместно с Н. Г. Вьюгиной она подготовила к опубликованию научно-популярную книгу о культуре кактусов. Морщихиной после многолетних опытов удалось освоить культуру восьми видов мангровой растительности.

В настоящее время Ботанический сад имеет 90 штатных сотрудников, в том числе 17 научных сотрудников (из них 4 доктора биологических наук и 10 кандидатов), 6 экскурсоводов, 67 лаборантов-садоводов; из них 3 человека связаны только с камеральной обработкой данных, а остальные 64 обслуживают коллекции закрытого и открытого грунта. В летнее время штат Сада пополняется группой сезонных рабочих (от 7 до 9 человек). Последние оплачиваются за счет средств, поступающих от продажи растений, от входной платы и платы за экскурсии.

Популярность Ботанического сада среди ленинградцев и приезжих растет с каждым годом. Если в 1960 г. оранжереи и парк посетило около 100 000 человек, то в 1973 г. число экскурсантов приблизилось к 180 000. Особенно велик поток посетителей в первые дни весны, когда зацветают виды *Crocus*, *Galanthus* и другие из коллекции ранневесенних растений а в оранжереях — *Rhododendron*. Летом большой интерес вызывает цветение группы *Nymphaea*, лотоса *Nelumbo nucifera* и особенно виктории амазонской *Victoria amazonica*. Авральным для экскурсоводов становится время цветения «царицы ночи» *Selenicereus grandiflorus*, когда оранжереи открыты до 12 часов ночи. В такие дни групповое обслуживание посетителей (один экскурсовод на 25—30 посетителей) приходится заменять поточным. Экскурсоводы и дежурные сотрудники находятся в оранжереях на равных расстояниях и дают объяснения, оставаясь на своих местах. В обычные дни через оранжереи проводится от 20 до 30 экскурсий на темы: «Растения тропических областей и практическое значение их для человека», «Советские субтропики и растения субтропиков земного шара». Для школьников, кроме обзорных, организуются тематические экскурсии; для младших классов — это «Путешествия в жаркие страны», для учащихся 5-х классов демонстрируется разнообразие жизненных форм тропических и субтропических растений, для 6-х классов проводятся экскурсии на тему «Основные группы растительного мира (папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные)». Интересно разработана экскурсия для 9-х классов, связанная с курсом общей биологии — «Многообразие мира растений и приспособленность их к условиям среды».

Популяризации ботанических знаний служит серия опубликованных в последний период справочников и путеводителей: сборник «От Аптекарского огорода до Ботанического института» (коллектив авторов, 1957); «Путеводитель по парку Ботанического института» (Б. Н. Замятнин, 1961); «Альбом Ботанический сад» (Ю. А. Лукс, В. С. Солодовникова, 1959); «Растения Кавказа и Крыма в альпинарии БИН АН СССР» (Ю. Д. Гусев, 1962); «Путеводитель по оранжереям Ботанического сада. Тропики» (О. А. Молодкина, С. С. Морщихина, В. С. Солодовникова, Р. А. Удалова, 1973); «Путеводитель по оранжереям Ботанического сада. Субтропики» (Н. И. Смирнова, 1973); аннотированный каталог «Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР» (коллектив авторов, под редакцией Ан. А. Федорова, 1973).

Количественная характеристика коллекций, несмотря на «эфемерность» отдельных составляющих ее частей (сорта многолетников и особенно летников), всегда в какой-то

мере отражает результативность интродукционной работы любого ботанического сада и нашего в том числе. В настоящее время в оранжереях и в открытом грунте (с учетом питомника в Отрадном и питомника лекарственных растений на территории Сада) выращивается 10 060 видов, форм и сортов древесных и травянистых растений (довоенная коллекция насчитывала около 10 000). В общем составе коллекции на долю видов падает 85—90%; сорта (их не более 1300) преобладают только в группе летников и декоративных многолетников (ирисы, лилии, тюльпаны, пионы, астильбы).

Перед Ботаническим садом стоят следующие основные задачи:

1) предстоит создать ряд новых и модернизировать существующие экспозиции открытого и закрытого грунта с учетом их равномерной эксплуатации в течение всех сезонов года; 2) создание в оранжереях применительно к различным сезонам года наиболее совершенного режима тепла, света и влажности с максимальной автоматизацией этого процесса; 3) постройка карантинной оранжереи с небольшим питомником для растений открытого грунта; это является необходимым условием нормализации интродукционных работ; наличие карантинной оранжереи особенно необходимо при интродукции тропических растений, которая является слабым звеном в работе Сада; 4) в ближайшие годы коллективу Сада предстоит решить вопрос, в каком направлении необходимо проводить дальнейшее пополнение коллекций парка; вся сложность работ в этом направлении связана с тем, что обогащая коллекции парка за счет новых перспективных интродуцентов, мы обязаны сохранять исторически сложившуюся планировку парка и размещение дендрологических коллекций, составляющих его основу; уменьшившаяся загрязненность воздушного бассейна Ленинграда (результат газификации промышленных предприятий) позволяет усилить интродукцию в парк хвойных пород; 5) следуя сложившейся традиции, мы будем и впредь направлять усилия нашего коллектива на подготовку публикации монографий, посвященных итогам и перспективам интродукции растений, на выпуск капитальных справочников широкого профиля для использования в цветоводстве, озеленении, лесоводстве, в педагогической работе, для популяризации ботанических знаний; большое значение в нашей работе имеет также подготовка методических пособий для организации экспозиций и проведения экскурсий в ботанических садах.

ЛИТЕРАТУРА

Липский В. И. (1913). Исторический очерк Императорского С.-Петербургского Ботанического сада (1713—1913). В кн.: Имп. Бот. сад за 200 лет его существования, ч. I. — Липшиц С. Ю. и И. Т. Васильченко. (1968). Центральный Гербарий СССР. — От Аптекарского огорода до Ботанического института. (1957). Коллектив авторов под ред. П. А. Баранова и Е. Г. Боброва. — Императорский С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). Коллектив авторов, под общей редакцией А. А. Фишера-фон-Вальдгейма (1913—1915). — Траутфеттер Р. (1873). Краткий очерк истории С.-Петербургского Ботанического сада. Тр. СПб. Бот. сада, 1 и 2. — Фишер-фон-Вальдгейм А. А. (1899). Исторический очерк СПб. Ботанического сада за последнее 25-летие (1873—1898). — Shelter S. G. (1967). The Komarov Botanical Institute. Washington.

Г. И. Родионенко.

Ботанический институт
им. В. И. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 28 IV 1974.

УДК 92 : 581.9 (44+494)

К 90-ЛЕТИЮ И. БРАУН-БЛАНКЕ

T. A. RABOTNOV. ON THE 90TH BIRTHDAY OF J. BRAUN-BLANQUET

3 VIII 1974 исполнилось 90 лет со дня рождения выдающего швейцарско-французского ботаника И. Браун-Бланке (первоначальная его фамилия была Браун). Он принадлежит к тем ученым-ботаникам, которые начинали свои исследования, не имея специального образования, занимаясь изучением растений в свободное от основной работы время. Его готовили к работе торговца и банковского служащего (он изучал банковское дело). В своем родном городе Кур (Chur, кантон Граубюнден, Швейцария) он работал в фирме своих дядей, занимавшихся торговлей продовольственными товарами и семенами. Затем некоторое время он служил в одном из банков Женевы. Он имел основание сделаться преуспевающим дельцом, а стал выдающимся ботаником. У него рано появился интерес к изучению растений, с увлечением он собирал и определял их, много экскурсировал; ему удалось найти виды, неизвестные ранее для его родного кантона Граубюндена. В 20-летнем возрасте он опубликовал свою первую работу «Beiträge zur Kenntnis der Flora Graubündes».

Большое значение для молодого Брауна имела встреча с Э. Рюбелем, проводившим свои исследования в кантоне Граубюнден. По поручению Рюбеля в 1910 г. в течение года он проводил ботанические и метеорологические наблюдения на Berninahospiz. Флористические исследования Браун продолжал и после переезда в Женеву. Они постепенно углублялись. Он занимался выяснением происхождения основных флористических элементов, а также зависимости видов растений от климата и почв. Успешное проведение флористических исследований позволило Брауну принять решение всецело посвятить себя научной деятельности. Недолго (два семестра) он слушал лекции в Цюрихском университете, а затем перешел в университет в Монпелье, который закончил в 1915 г. В Монпелье он женился на француженке Г. Бланке (Gabriella Blanquet) и, присоединив к своей фамилии ее фамилию, стал называться Браун-Бланке. С 1915 по 1926 г. Браун-Бланке работал в институте Рюбеля в Цюрихе, а затем вернулся в Монпелье, где в 1930 г. организовал Международную средиземноморскую и альпийскую геоботаническую станцию (Station Internationale de Geobotanique Mediterraneene et Alpine, сокращенное название SIGMA). В Монпелье он живет по настоящее время.

Количество выполненных и опубликованных Браун-Бланке работ очень велико. Они посвящены в основном флоре и растительности отдельных регионов (Альпы, юг Франции и другие районы Средиземноморья), общим вопросам фитоценологии и ботанической географии; меньше работ по систематике и экологии растений и др.

Наибольшее значение приобрели работы Браун-Бланке, относящиеся к методам выделения и классификации единиц растительности. Браун-Бланке, развивая подходы, разработанные Г. Брокман-Ерошем, создал стройную систему методических приемов для описания растительности и выделения основных фитоценотических единиц. Им же предложена система фитоценотических единиц. В качестве основного признака, по которому различаются и выделяются единицы растительности, был принят флористический состав, точнее — небольшое число видов (характерных, дифференциальных), которые свойственны лишь определенным фитоценотическим единицам. По Браун-Бланке, эти виды характеризуют соответствующие растительные сообщества в экологическом, динамическом, хорологическом и историческом отношениях. Направление, развитое Браун-Бланке, известное под названием школы Цюрих—Монпелье или школы Браун-Бланке, получило широкое распространение и не только в Европе, но и во внеевропейских странах, в том числе при изучении тропической растительности. Несмотря на многочисленные критические замечания в адрес методики Браун-Бланке и предложенной им системы фитоценотических единиц, ни одно направление в области классификации растительности не получило столь широкого распространения, как направление Браун-Бланке. Этому безусловно способствовало то, что организованная им в Монпелье Международная геоботаническая станция стала центром, в котором ботаники из различных стран могли знакомиться с методами изучения растительности, принятыми в школе Браун-Бланке. Деятельность этой станции в связи с применением идей школы Цюрих—Монпелье отражена в книге J. Braun-Blanquet, «L'ecole phytosociologique Züricho-Montpellieraene et la S. I. G. M. A.» (1968). На станции с 1930 г. издаются «Сообщения» (Communications); по 1968 г. вышло 178 выпусков. Был опубликован ряд монографий растительности отдельных регионов, выполненных на основе методов школы Браун-Бланке, а также несколько выпусков «Продромусов» (Prodrome des Groupements Vegetaux) с описаниями фитоценотических единиц, установленных в соответствии с принципами школы Браун-Бланке. В 1948 г. Браун-Бланке организовал международный геоботанический журнал «Vegetatio», в котором также опубликовано много статей о результатах применения разработанных им методов и подходов.

В нашей стране идеи Браун-Бланке в течение длительного времени не получали надлежащего признания. Лишь за последние годы определился сдвиг в сторону положительной оценки некоторых методов, разработанных Браун-Бланке. Нет сомнения, что в будущем советские геоботаники сумеют полнее использовать все ценное, что содержится в принципах и методах школы Браун-Бланке.[1]

Большой заслугой Браун-Бланке следует признать книгу «Pflanzensociologie» (1-е изд. 1928 г., 2-е изд. 1951 г., 3-е изд. 1964 г.), переведенную на испанский (Буэнос-Айрес) и английский (Нью-Йорк) языки. Это очень полная, объективная сводка разносторонних данных о растительных сообществах, имеющая очень большое значение для преподавания фитоценологии в университетах и как настольная книга для исследователей растительности. Важно отметить, что в этой книге большое внимание уделено экологическим вопросам, а в последнем издании обосновывается представление об «синэкосистемах» — так Браун-Бланке называет экосистемы (биогеоценозы). Кстати, Браун-Бланке всегда уделял должное внимание условиям произрастания растений. В частности, им опубликованы выполненные совместно с почвоведами превосходные работы.

Для ботаников и в особенности для фитоценологов нашей страны славный юбилей Браун-Бланке должен послужить стимулом к более полному ознакомлению с его трудами и трудами его учеников и последователей.

Т. А. Работнов.

Московский
государственный университет.

Поступило 28 V 1974.

---

[1] В нашей стране наиболее полное изложение принципов и методов школы Браун-Бланке дано в книге В. Д. Александровой «Классификация растительности». Л., изд. «Наука», 1969.

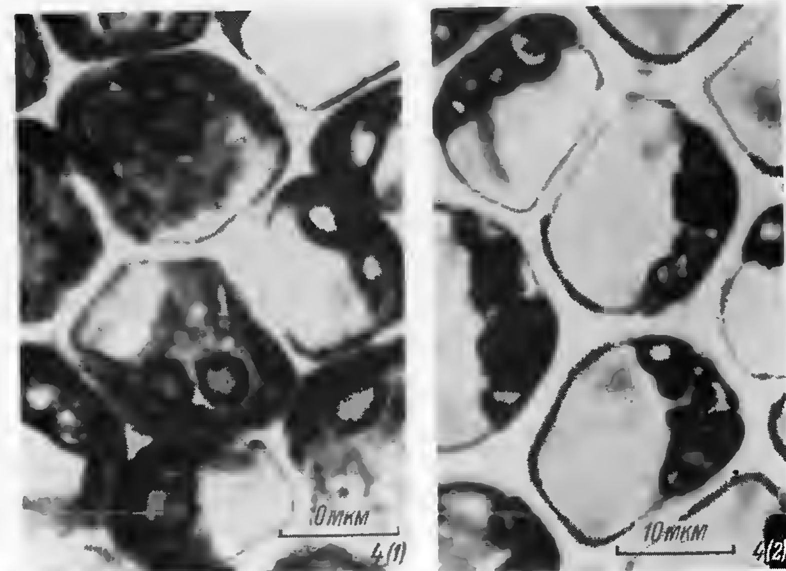
Vol. LIX *№ 11*

November, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ



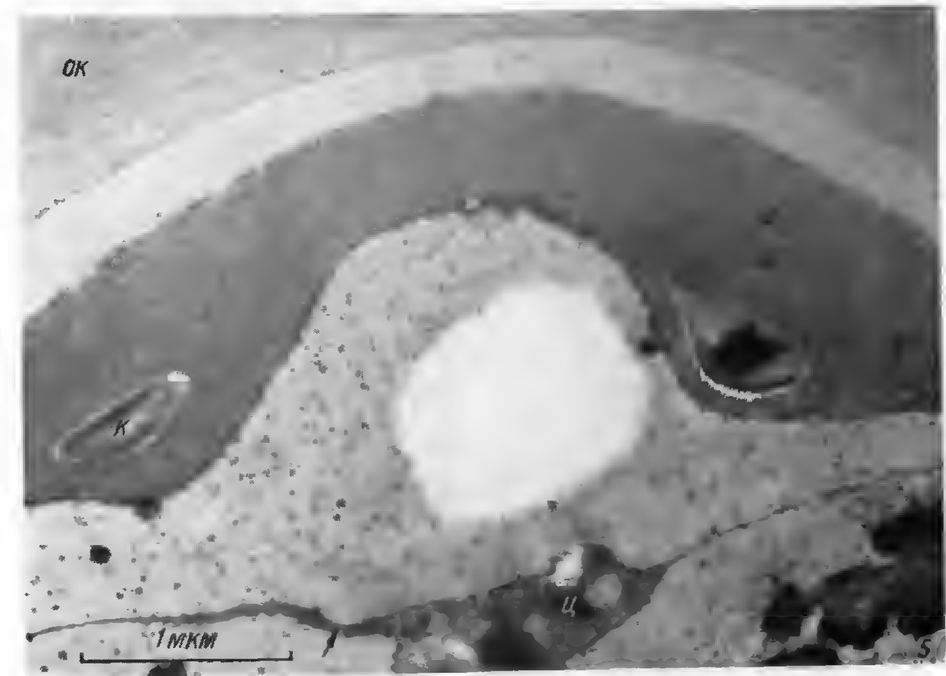


Рис. 4. Клетки *Ulva fenestrata* (в плоскости поверхности таллома).
1 — форма из грота, *2* — форма с хорошо освещенного места.

Рис. 5. Часть клетки таллома *Ulva fenestrata* из грота.
х — хлоропласт, *к* — крахмальные зерна, *ц* — цитоплазма, *ок* — оболочка клетки.

К стр. 1556

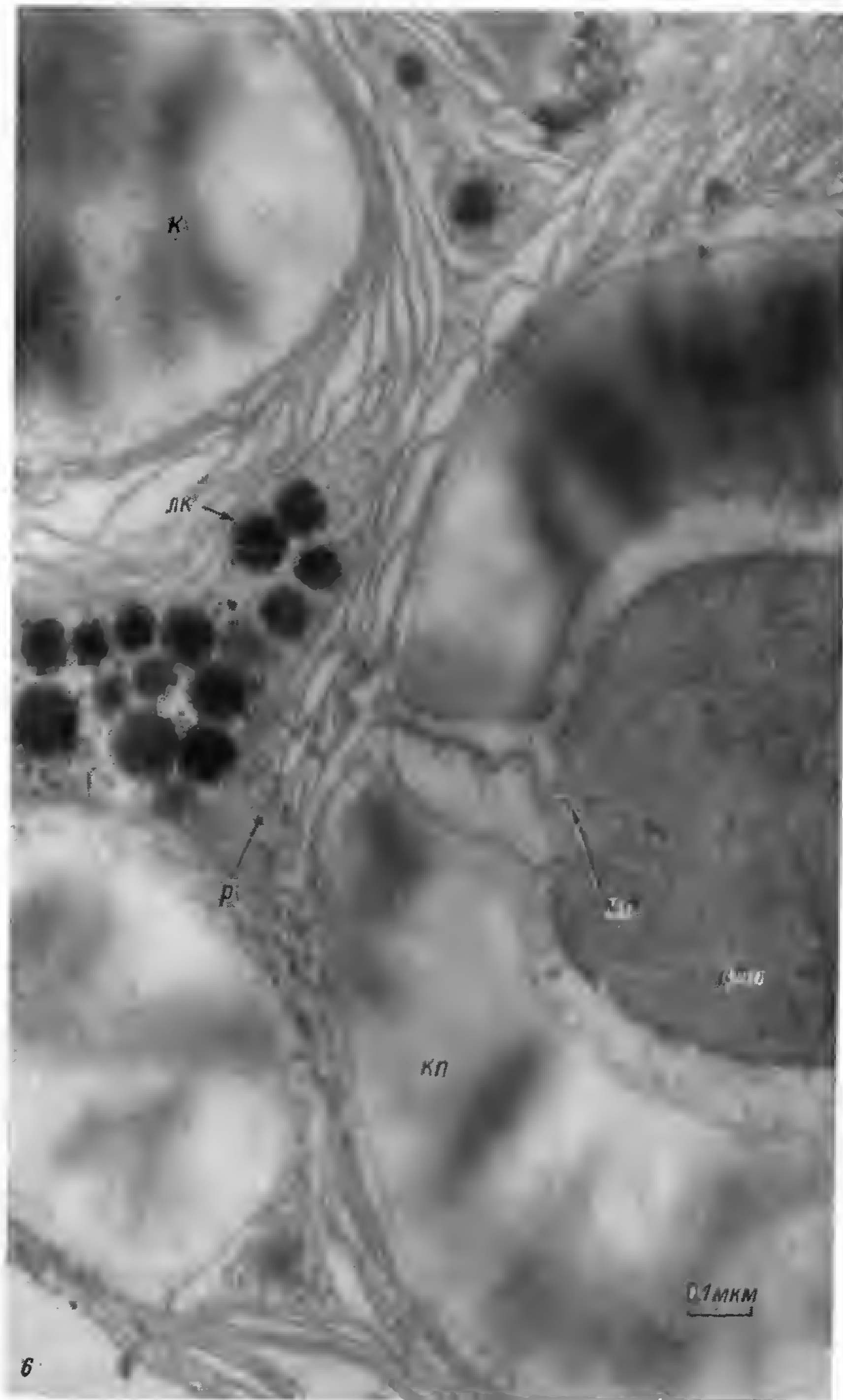


Рис. 6. Часть хлоропласта *Ulva fenestrata* с хорошо освещенного места.
к — крахмальные зерна, *лк* — пластоглобулы (липидные капли), *р* — рибосомы, *кп* — крахмал пиреноида, *цтп* — центральное тело пиреноида, *мп* — мембрана перегородки пиреноида.

К стр. 1557

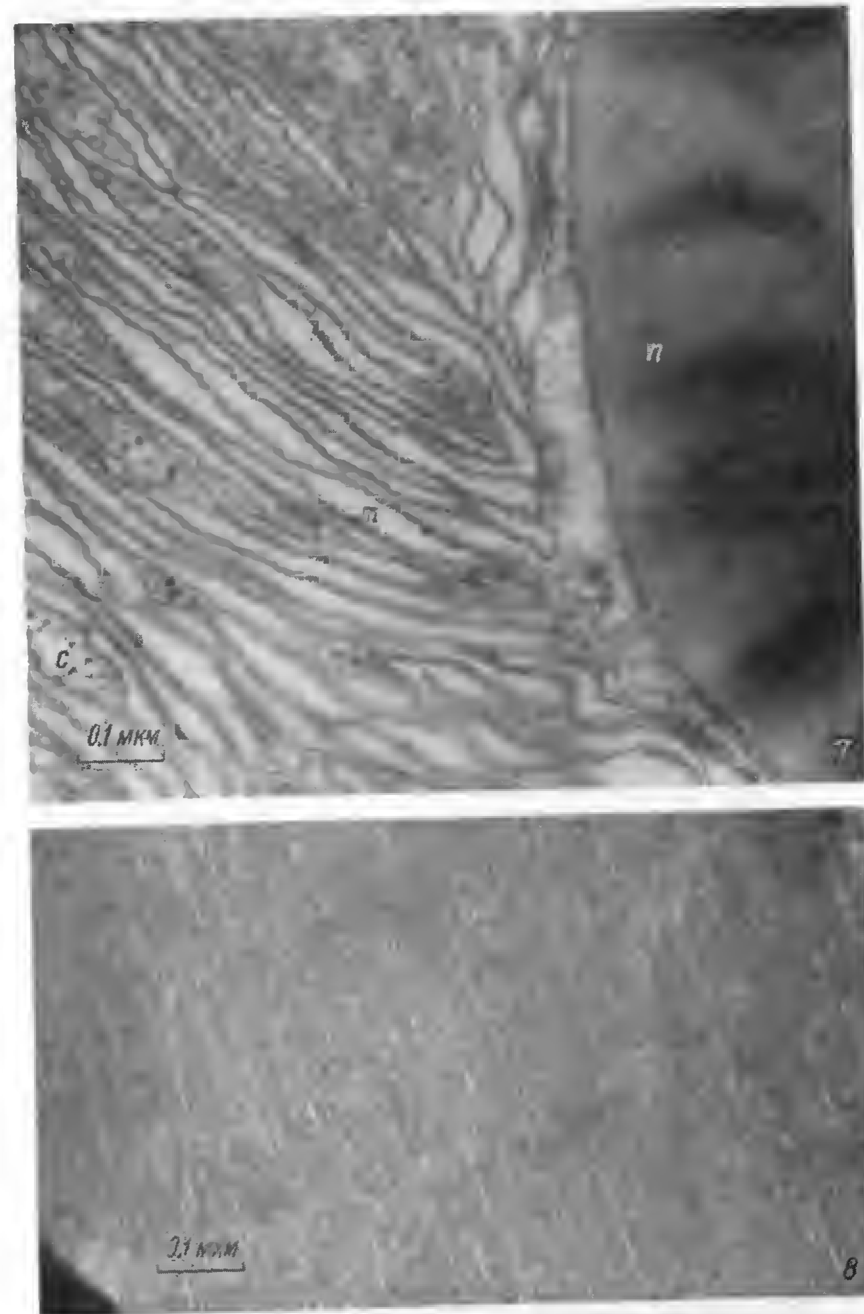


Рис. 7. Часть хлоропласта *Ulva fenestrata* с хорошо освещенного места.
с — строма, *т* — тилакоид, *п* — пиреноид.

Рис. 8. Часть хлоропласта *Ulva fenestrata* из грота.

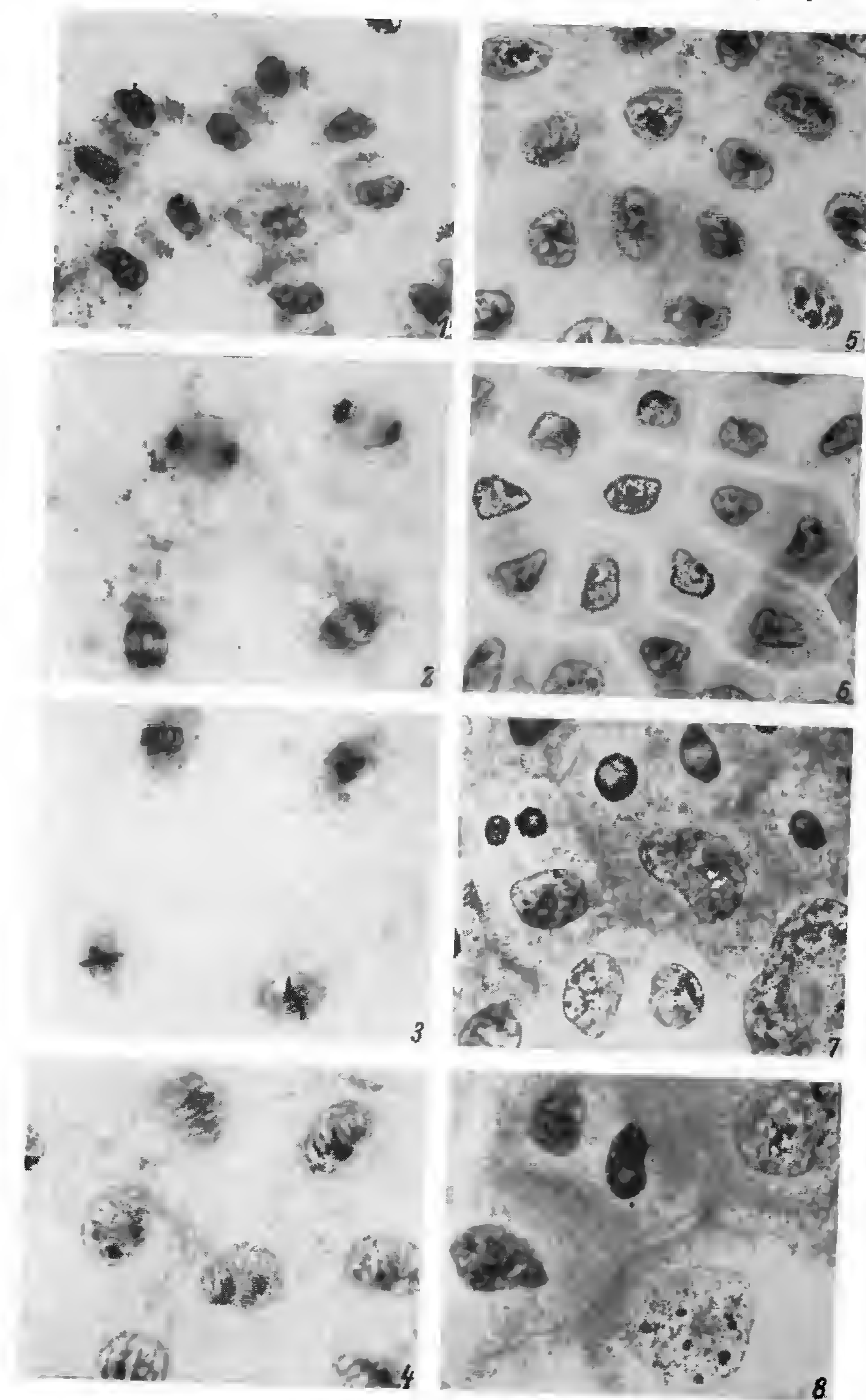


Таблица I

Волна делений в эндосперме *Iris pumila* L. (гематоксилин Эрлиха, ×315).

1 — верхний участок средней части эндосперма; *2*, *3* — два рядом расположенных фрагмента средней части эндосперма; *4* — нижний участок средней части эндосперма; *5* — фрагмент переходной зоны между средней и субхалазальной частями эндосперма; *6* — субхалазальная часть эндосперма; *7*, *8* — халазальная часть эндосперма.

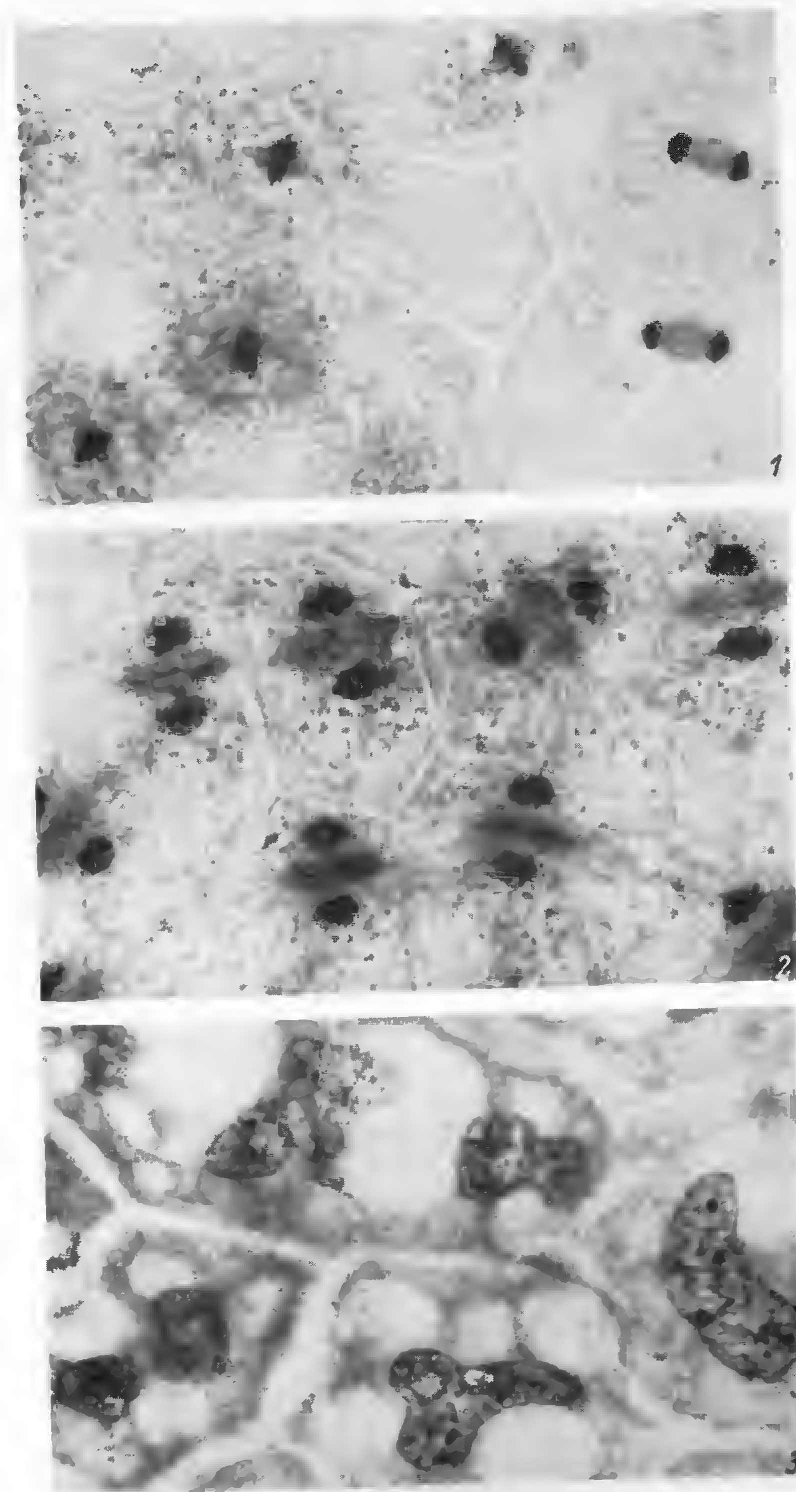


Таблица II

Клеточные перегородки в средней части эндосперма (*1*, *2*) и клетки в его халазальной части (*3*), (гематоксилин Эрлиха, ×480).

1, *2* — *Iris pseudacorus* L.; *3* — *I. pumila* L. *1* — участок волны делений, где видны щелевидные пространства вокруг клеточных перегородок, ааложившихся в предшествовавшем цикле делений; *2* — видна одна полностью отграниченная клетка; *3* — клетки в халааальной части эндосперма.

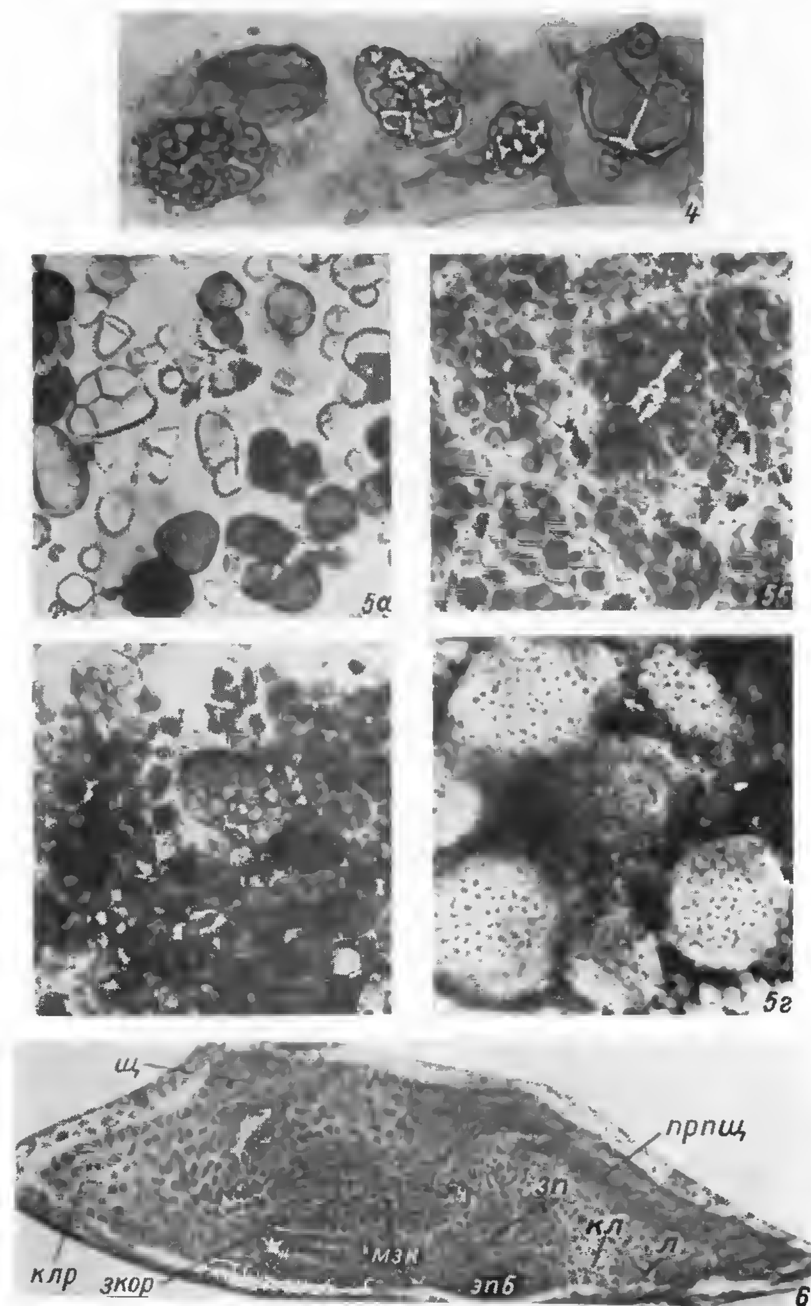


Рис. 4. Гидроциты зерновки *Dactylis glomerata* L.

Рис. 5. Крахмальные зерна из клеток эндосперма некоторых представителей трибы *Festuceae*.

а — *Avena sativa* L.; *б* — *Oryza sativa* L.; *в* — *Festuca pratensis* L.; *г* — *Dactylis glomerata* L.

Рис. 6. Зародыш *Dactylis glomerata* L. (продольный срез).

щ — щиток; *кл* — колеоптиле; *зп* — зародышевая почечка; *л* — лигула; *эпб* — эпибласт; *мзк* — мезокотиль; *зкор* — зародышевый корешок; *клр* — колеориза; *прпщ* — проводящий пучок щитка.

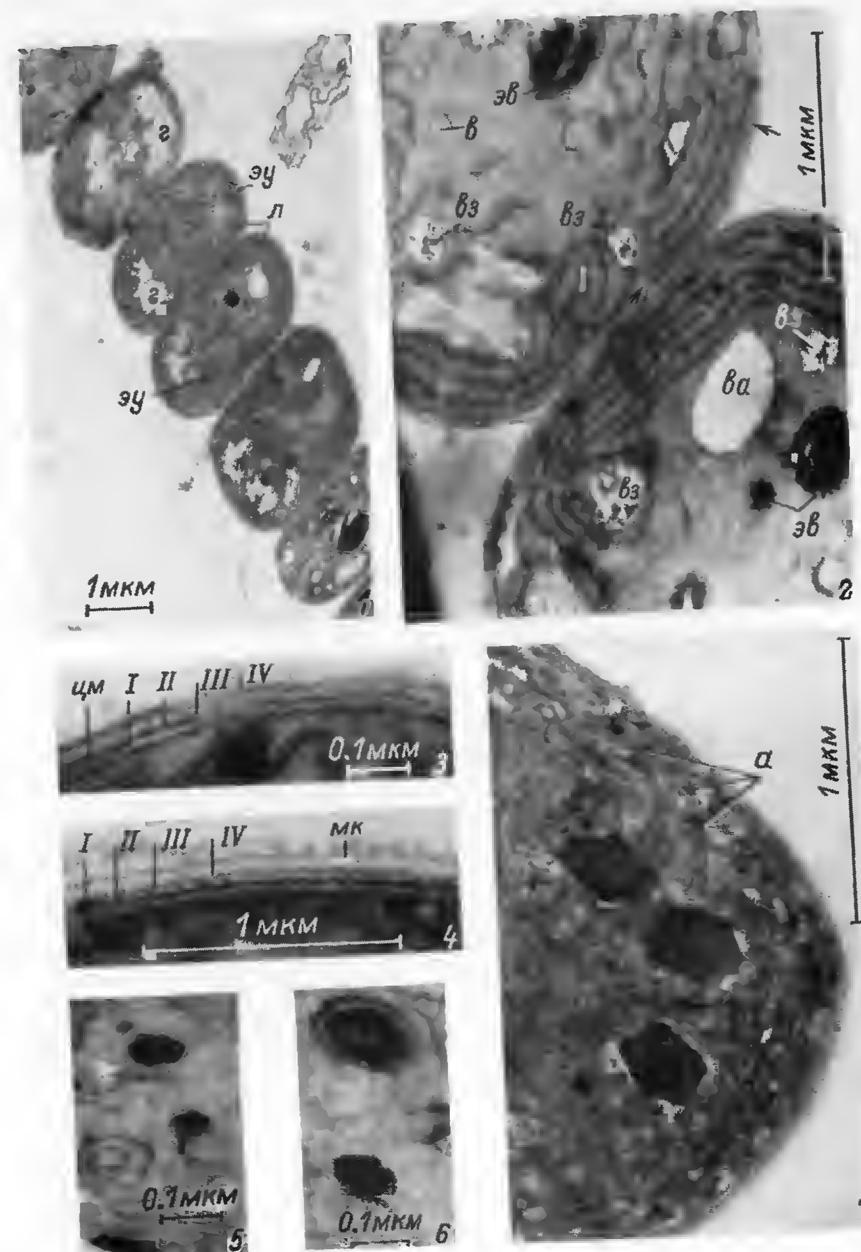


Рис. 1 и 2. Вегетативные клетки *Anabaena karakumica*. Фиксация глютаральдегидом перманганатом.

л — ламеллы парахроматофора; *г* — газовые вакуоли; *эу* — электронноплотные участки; *эв* — электронноплотные включения; *вз* — вакуоли с зернистым содержимым (возможно, с полифосфатами); *в* — включения неизвестной природы; *во* — вакуоль. *Стрелкой* указаны места контакта тилакоидов с цитоплазматической мембраной.

Рис. 3 и 4. Строение клеточной стенки *Anabaena karakumica*. Фиксация глютаральдегидом-осмием.

цм — цитоплазматическая мембрана; *I* — внутренний прозрачный для электронов слой L-I; *II* — электронноплотный слой L-II; *III* — второй электроннопрозрачный слой L-III; *IV* — внешняя мембрана L-IV; *мк* — микрокапсула.

Рис. 5 и 6. Электронноплотные включения. Фиксация глютаральдегидом-перманганатом.

Рис. 7. Шестигранные включения и альфа-гранулы (*а*). Фиксация глютаральдегидом-осмием.

К стр. 1667, 1668

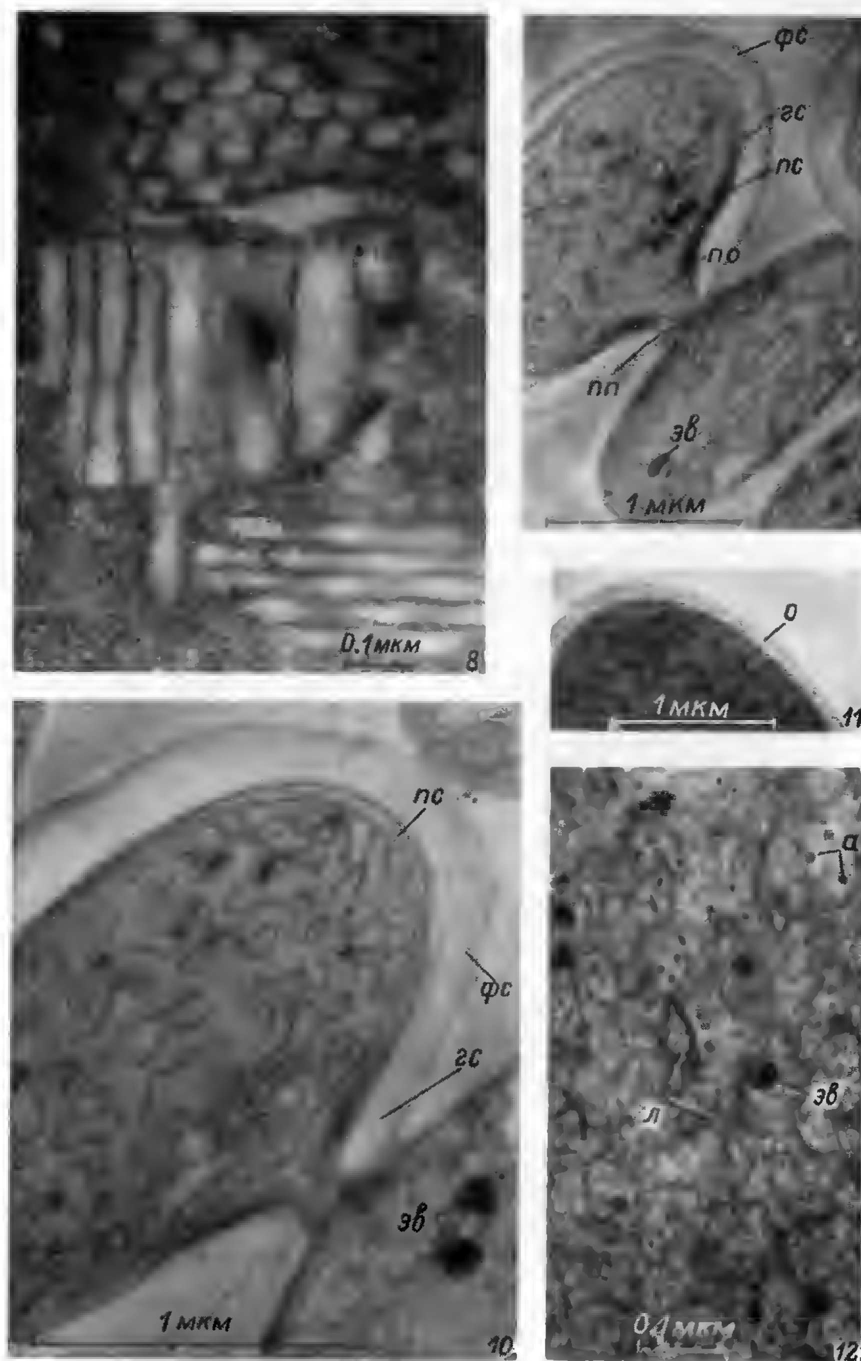


Рис. 8. Газовые вакуоли. Фиксация глютаральдегидом-осмием.

Рис. 9 и 10. Гетероциста *Anabaena karakumica*. Фиксация глютаральдегидом перманганатом.

пс — пластинчатый слой оболочки; *гс* — гомогенный слой; *фс* — фибриллярный слой; *по* — пора; *пп* — перегородка поры; *эв* — электронноплотное включение.

Рис. 11. Спора *Anabaena karakumica*. Фиксация глютаральдегидом-перманганатом.

о — оболочка споры.

Рис. 12. Содержимое споры *Anabaena karakumica*. Фиксация глютаральдегидом-перманганатом.

л — ламеллы; *а* — альфа-гранулы; *эв* — электронноплотные включения.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Бова* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 6/VIII 1974 г. Подписано к печати 22/X 1974 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Печ. л. 10 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14.70 усл. печ л. Уч.-изд. л. 16.69 Тип. зак. 1392. М 08569.
Тираж 2555

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12